Série A, n° 4386
N° d'ordre : 5236

THÈSES

PRÉSENTÉES

A LA FACULTÉ DES SCIENCES DE L'UNIVERSITÉ DE PARIS

POUR OBTENIR

LE GRADE DE DOCTEUR ÈS SCIENCES NATURELLES

PAR

Pierre CASSIER

Première thèse. — Le comportement phototropique du Criquet migrateur (« Locusta migratoria migratorioides » R. et F.) : bases sensorielles et endocrines.

Deuxième thèse. — Propositions données par la Faculté.
Déterminisme endocrine de quelques caractéristiques phasaires du Criquet migrateur.

Soutenues le 4 mai 1965 devant la Commission d'examen.

MM. GRASSÉ ..... *Président.*
POSSOMPÈS ..... } *Examinateurs.*
BERGERARD ..... }

PARIS
MASSON & Cie, ÉDITEURS
120, Boulevard Saint-Germain, 120
1965

Série A, n° 4386
N° d'ordre : 5236

THÈSES

PRÉSENTÉES

A LA FACULTÉ DES SCIENCES DE L'UNIVERSITÉ DE PARIS

POUR OBTENIR

LE GRADE DE DOCTEUR ÈS SCIENCES NATURELLES

PAR

Pierre CASSIER

Première thèse. — Le comportement phototropique du Criquet migrateur (« Locusta migratoria migratorioides » R. et F.) : bases sensorielles et endocrines.

Deuxième thèse. — Propositions données par la Faculté. Déterminisme endocrine de quelques caractéristiques phasaires du Criquet migrateur.

Soutenues le 4 mai 1965 devant la Commission d'examen.

MM. GRASSÉ ..... *Président.*
POSSOMPÈS ..... } *Examinateurs.*
BERGERARD ..... }

PARIS
MASSON & Cie, ÉDITEURS
120, Boulevard Saint-Germain, 120
1965

FACULTÉ DES SCIENCES DE L'UNIVERSITÉ DE PARIS

Doyen ..... M. ZAMANSKY.

PROFESSEURS

G. JULIA ..... T Analyse supérieure et Algèbre supérieure.
PRENANT ..... T Anat. et Histol. comp.
GRASSÉ ..... T Evol. des êtres organisés.
PRÉVOST ..... T Chimie organique.
WYART ..... T Minéralogie et cristal.
TEISSIER ..... T Zoologie.
MANGENOT ..... T Biologie végét. (Orsay).
P. AUGER ..... T Physique quant. et relat.
MONNIER ..... T Physiologie générale.
PIVETEAU ..... T Paléontologie.
ROCARD ..... T Physique (E. N. S.).
H. CARTAN ..... T Mathématiques (E. N. S.).
LAFFITTE ..... T Chimie générale.
FAVARD ..... T Géométrie supérieure.
COULOMB ..... T Physique du Globe.
Mlle COUSIN ..... T Biol. anim. (S. P. C. N.).
CHRÉTIEN ..... T Chimie minérale.
P. DRACH ..... T Zoologie.
KASTLER ..... T Physique (E. N. S.).
EPHRUSSI ..... T Génétique.
RIVIÈRE ..... T Géologie (S. P. C. N.) et sédiment. (Orsay).
GAUTHERET ..... T Biologie végét. (P. C. B.).
LUCAS ..... T Recherches physiques.
A. THOMAS ..... T Biologie cellulaire.
ARNULF ..... T Optique appliquée.
M. MORAND ..... T Enseig. de physique.
SOLEILLET ..... T Physique (P. C. B.).
FORTIER ..... T Mécan. expér. des fluides.
PETIT ..... T Biologie maritime.
QUENEY ..... T Météorologie et dynamique atmosphérique.
GALLIEN ..... T Embryologie.
EICHORN ..... T Botanique.
DE CUGNAC ..... T Biol. végét. (S. P. C. N.).
Mlle CAUCHOIS ... T Chimie physique.
THELLIER ..... T Physique du Globe.
L'HÉRITIER ..... T Biol. génér. (Orsay).
GRIVET ..... T Radio-Electr. (Orsay).
PONCIN ..... T Mécanique générale.
DUBREIL ..... T Arithmétique et théorie des nombres.
QUELET ..... T Chimie organique.
CAGNIARD ..... T Géophysique appliquée.
CHAMPETIER ..... T Chimie macromolécul.
CUVILLIER ..... T Micropaléontologie.
JUNG ..... T Géologie.
TRILLAT ..... T Microscopie et diffraction électronique.
WIEMANN ..... T Chimie org. et structur.
JACQUINOT ..... T Spectroscopie et physique céleste (Orsay).
VASSY ..... T Physique de l'atmosph.
DESTOUCHES ..... T Théories physiques.
AMIEL ..... T Chimie générale.
HOCART ..... T Minéralogie et cristal.
J.-P. MATHIEU ... T Physique optique.
COUTEAUX ..... T Cytologie.
MAY ..... T Zoologie (Orsay).
CHOQUET ..... T Théor. des fonctions et topologie.
FELDMANN ..... T Biologie végétale marine.
GUINIER ..... T Physique des solides (Orsay).
JOST ..... T Physiologie comparée.
FORTET ..... T Calcul des probabilités et physique mathémat.
SCHWARTZ ..... T Calc. diff. et. intégr.
CHOUARD ..... T Physiologie végétale.
MALAVARD ..... T Aviat. (Techn. aéron.).
BRELOT ..... T Calcul différ. et intégr.
NORMANT ..... T Synthèse organique.
BENARD ..... T Chimie minérale.
BUVAT ..... T Botanique (E. N. S.).
DUGUÉ ..... T Statistiques mathémat.
SOULAIRAC ..... T Psychophysiologie.
ULRICH ..... T Physiol. végét. appliq.
MARÉCHAL ..... T Optique théor. et appl.
KIRRMANN ..... T Théories chimiques.
CHADEFAUD ..... T Botanique.
Mlle LE BRETON .. T Physiol. de la Nutr.
LELONG ..... T Application de l'analyse à la géométrie.
DEVILLERS ..... T Anat. et histol. comp.
EHRESMANN ..... T Topologie algébrique.
FRANÇON ..... T Physique (S. P. C. N.).
GLANGEAUD ..... T Géogr. phys. et géol. dyn.
GODEMENT ..... T Mathématiques (M. G. P.).
PISOT ..... T Techniques mathémat. de la Physique.
E. ROCH ..... T Géologie.
SCHATZMANN ..... T Astrophysique.
TERMIER ..... T Géologie générale.
ZAMANSKY ..... T Mathémat. générales.
LENNUIER ..... T Physique (M. G. P.).
RIZET ..... T Génétique (Orsay).
ROUTHIER ..... T Géologie appliquée.
Mme TONNELAT .. T Physique théorique.
DIXMIER ..... T Mathématiques (M. P. C.).
SOUCHAY ..... T Chimie générale.
AIGRAIN ..... T Electrotechn. générale.
BRUSSET ..... T Chimie systématique.
M. LÉVY ..... T Phys. théor. des hautes énergies (Orsay).
Mme CHAIX ..... T Chimie biologique.
Mme HUREL-PY .. T Biologie végét. (P. C. B.)
PIAUX ..... T Chimie (M. P. C.).
BRUN ..... T Mécan. théor. des fluides.
LEDERER ..... T Chimie biol. (Orsay).
Mme DUBREIL ... T Mathémat. (Agrég.).
Mme LELONG .... T Mathémat. II (E. N. S.).
BELLAIR ..... T Géologie (S. P. C. N.).
COTTE ..... T Physique électricité.
DUBOIS J. E. .... T Chimie organique.
LAMOTTE ..... T Zoologie (E. N. S.).
MICHEL A. ..... T Chimie minérale (Orsay).
OLMER ..... T Energétique générale.
ROUAULT ..... T Electricité (Orsay).
GAUTHIER ..... T Mécanique appliquée.
BARCHEWITZ .... T Chimie physique.
BROSSEL ..... T Physique atomique.
BUSER ..... T Physiologie comparée.
CAMUS ..... T Physiol. végét. (Orsay).
CASTAING ..... T Physique II Thermo (Orsay).
CURIEN ..... T Minéral. et cristallogr.
MOYSE ..... T Physiol. végét. (Orsay).
NOIROT ..... T Evol. des êtres organisés.
PANNETIER ..... T Chimie générale.
POSSOMPES ..... T Zoologie.
PULLMANN ..... T Chimie quantique.
TEILLAC ..... T Physique nucl. et radioactivité (Orsay).
TONNELAT ..... T Biologie physico-chim. (Orsay).
VILLE ..... T Econométrie.

Willermat	T	Chimie (P. C. B.).
Dode	T	Chimie (Orsay).
Freymann	T	Recherches physiques.
Guinochet	T	Biol. végét. (S. P. C. N.) (Orsay).
Rollet	T	Chimie minérale.
Mlle Josien	T	Chimie (S. P. C. N.).
Chevallet	T	Géométr. algébr. et théor. des groupes.
Arnoult	T	Electronique (Orsay).
Chapelle	T	Physique I (Orsay).
Delange	T	Mathémat. I (Orsay).
Deny	T	Mathémat. génér. (Orsay).
Germain	T	Mécan. théor. des fluides.
Lucas G.	T	Géologie.
Allard	T	Chimie physique.
Berthelot	T	Physique des particules fondamentales (Orsay).
Bricard	T	Météorol. et physique de l'atmosphère.
Mme Albe-Fessard	T	Psychophysiologie.
Friedel	T	Phys. des sol. (Orsay).
M. Julia	T	Etudes des moléc. compl.
Lender	T	Biol. animale (S. P. C. N.) (Orsay).
Magat	T	Physico-chim. des radio-éléments.
Mlle Quintin	T	Electrochimie.
Monod	T	Chimie du métabolisme.
Benoit	T	Physiol. anim. (Orsay).
De Possel	T	Analyse numérique.
Charlot	T	Chimie analytique.
Lemée	T	Ecologie végét. (Orsay).
Guérin	T	Chimie (M. P. C.) (Orsay).
M. Chatelet	T	Chimie (P. C. B.).
Jean	T	Physique nucl. (Orsay).
Mattler	T	Physique (S. P. C. N.).
Bergerard	T	Zoologie (Orsay).
Bertein	T	Electronique (Orsay).
Bouissières	T	Radiochimie.
Mme Couture	T	Thermo et mécan. phys.
Ellenberger	T	Géologie des grandes régions du globe.
Franc	T	Biol. animale (P. C. B.).
Schnell	T	Botanique tropicale.
Stolkowski	T	Physiologie végétale.
Acher	T	Chimie biologique.
Baudoin	T	Biol. animale (P. C. B.).
Beaumont		Biol. anim. (S. P. C. N.).
Blamont	T	Géophysique, ionosphère.
Bourreau	T	Botanique.
D. Curie	T	Physique (M. G. P.).
Durand-Delga	T	Géologie.
Fréon	T	Chimie organ. (Orsay).
Heller	T	Physiologie végétale.
Tortrat	T	Calcul des probabilités.
Cailleux	T	Géologie (S. P. C. N.).
Magnan	T	Physique (S. P. C. N.).
Daudel	T	Mécan. ondul. appl. à la chimie théor. et à la phys. nucléaire.
Mlle Fourcroy		Biol. végét. (S. P. C. N.).
Mme Choquet-Bruhat	T	Mécan. analytique et mécanique céleste.
Mlle Veil	T	Physiologie générale.
Lwoff	T	Microbiologie.
Siestrunck	T	Mécan. phys. et expér.
Lacombe	T	Métallurgie des métaux nucléaires (Orsay).
Brochard	T	Physique (P. C. B.) (Orsay).
Cabannes	T	Mécanique générale.
Lesieur	T	Mathémat. I (Orsay).
Mazet	T	Mécan. génér. (Orsay).
Caire	T	Géographie physique et géol. dynamique.
Comolet	T	Mécanique des fluides.
Corabœuf	T	Physiol. anim. (Orsay).
Delloue	T	Physique de l'exosphère.
Gorenflot	T	Botanique II (Orsay).
Houillon		Biologie anim. (P. C. B.).
J. Jullien		Chimie (S. P. C. N.) (Orsay).
Malgrange	T	Technique mathém. de la physique (Orsay).
Olivier		Anthropologie.
Nozéran	T	Botanique II (Orsay).
Blanc-Lapierre	T	Phys. (E. N. S.) (Orsay).
Chevaugeon	T	Botanique (Orsay).
Kahane	T	Mathématiques (Orsay).
Samuel	T	Mathém. (E. N. S.) fém.
Kourganoff	T	Astronomie (Orsay).
Thiry	T	Mécanique céleste.
Abeles		Physique (S. P. C. N.).
Amat	T	Physique (P. C. B.).
Auboin	T	Géologie.
Mme Benoit-Gueutal	T	Phys. nucléaire et radio-activité (Orsay).
Bougis		Biologie marine (Villefranche-sur-Mer).
Bruhat	T	Mathématiques (M. P. C.).
Brunn	T	Géol. histor. (Orsay).
Chabbal	T	Physique (M. G. P.) (Orsay).
Deheuvels	T	Mathématique propé.
D'Espagnat	T	Physique théor. (Orsay).
Furon	T	Géologie (S. P. C. N.).
Mme Gans	T	Génétique.
Genèves		Biologie végét. (P. C. B.).
Guilbert	T	Phys. (C. U. S. Orléans).
Hupe	T	Pétrographie.
Hollande	T	Biologie générale.
Lions	T	Analyse numérique.
Maitte	T	Chimie (P. C. B.).
Meyer		Physique propédeutique.
Nicolas		Géologie appliquée.
Panigel		Biologie générale.
Ravier		Pétrographie.
Roseau	T	Mécan. théor. des fluides.
Roubine	T	Electronique.
Silber	T	Chimie (P. C. B.).
Uebersfeld	T	Electronique.
Yvon	T	Théories physiques.
Hervé	T	Mathématiques.
Néron	T	Mathématiques (M. P. C.) (Orsay).
Mme Pecker-Wimel	T	Astrophysique.
Balkansky		Physique (M. P. C.).
Le Corre	T	Electricité.
Delcroix	T	Phys. théor. (Orsay).
Gourdin		Phys. théor. des hautes énergies (Orsay).
Lehmann	T	Phys. exp. des hautes énergies (Orsay).
Nataf	T	Physique nucléaire et radio-activité (Orsay).
Echalier		Biol. anim. (P. C. B.).
Barraud		Physiologie cellulaire.
Lioret		Physiol. végét. (Orsay).
Dars		Géologie struct. et géol. appliquée.
Camefort	T	Botanique (agrégation).
Vichniewky	T	Mécanique industrielle.
Blaquière		Electronique (Orsay).
Arnous	T	Physique théorique.
Tatibouet		Chimie (C. S. U. Orléans).
Malliavin	T	Mathém. propé. (Orsay).
Gaudemar		Chimie propédeutique.
Perez y Jorba		Phys. exp. des hautes énergies (Orsay).
David	T	Chimie (Agrég.) (Orsay).
Brousse	T	Mécanique théorique.

Secrétaire général ..... R. Poullain.

UNIVERSITEITSBIBLIOTHEEK - LEIDEN -

Digitized by the Internet Archive
in 2026

https://archive.org/details/IA41544306_0044

Annales des Sciences Naturelles, Zoologie, Paris.
12e Série, Tome **VII**, pp. 213-358.

LE COMPORTEMENT PHOTOTROPIQUE DU CRIQUET MIGRATEUR (*LOCUSTA MIGRATORIA MIGRATORIOIDES* R. ET F.) : BASES SENSORIELLES ET ENDOCRINES

Par Pierre CASSIER

SOMMAIRE

AVANT-PROPOS 216

MATÉRIEL BIOLOGIQUE 216

PREMIÈRE PARTIE

ÉTUDES ANATOMIQUES PRÉLIMINAIRES

CHAPITRE I. — ***Structure et évolution des yeux composés de* Locusta *au cours du développement post-embryonnaire*** 219

1° Matériel et techniques 220
2° Evolution quantitative des principaux constituants de l'ommatidie.... 221
3° Evolution pigmentaire de l'œil 230
Résumé 233

CHAPITRE II. — ***Evolution structurale des ocelles frontaux de* Locusta *au cours du développement post-embryonnaire*** 236

CHAPITRE III. — ***Evolution structurale des corps allates et du système neurosécréteur des adultes de* Locusta** 239

1° Matériel et méthodes 239
2° Le système neurosécréteur 240
3° Les corps allates 245
Résumé 249

DEUXIÈME PARTIE

LE PHOTOTROPISME DU CRIQUET MIGRATEUR

CHAPITRE IV. — ***Généralités*** 251

1° Observations préliminaires 251
2° Historique 252
3° Méthodes expérimentales 256

CHAPITRE V. — ***Action des facteurs internes sur les caractéristiques du phototropisme*** 259

I. — VARIATIONS AU COURS DU DÉVELOPPEMENT 259

1° Période de latence 259
2° Rapport de rectitude 263
3° Angle de polarisation 265
4° Vitesses réelle et apparente 267
Résumé 268

II. — VARIATIONS LIÉES AU SEXE 270

Résumé 276

III. — INFLUENCE DE L'ÉTAT HORMONAL 277

1° Méthodes expérimentales 278
2° Résultats expérimentaux 279
3° Interprétation 282
4° Applications 283
Résumé 286

IV. — INFLUENCE DE L'ÉTAT DE NUTRITION ET D'ADAPTATION A L'OBSCURITÉ... 287

Résumé 289

CHAPITRE VI. — ***Action des facteurs externes sur les caractéristiques du phototropisme*** 290

I. — VARIATIONS EN FONCTION DE L'INTENSITÉ LUMINEUSE 290

1° Période de latence 291
2° Angle de polarisation et rapport de rectitude 292
3° Vitesse réelle 294
Résumé 295

II. — VARIATIONS AVEC LA TEMPÉRATURE AMBIANTE 295

1° Période de latence 296
2° Angle de polarisation et rapport de rectitude 300
3° Vitesse réelle 304
Résumé 305

TROISIÈME PARTIE

LES BASES SENSORIELLES
DU COMPORTEMENT PHOTOTROPIQUE

CHAPITRE VII. — ***Rôle des ocelles frontaux*** 307

Résumé 311

CHAPITRE VIII. — ***Les ocelles et la photo-inhibition*** 312

1° Hypothèse préliminaire 312
2° Matériel et méthodes 314

3° Résultats expérimentaux 314
4° Conclusions 318
Résumé 322

Chapitre IX. — ***Rôle des yeux composés*** 324

1° Rôle global des yeux composés 324
2° Influence du nombre et de l'état des ommatidies sur l'orientation phototropique 325
3° Action synergique des yeux et des ocelles sur l'orientation phototropique 327
Résumé 329

Chapitre X. — ***Photo-sensibilité et cuticule ocellaire*** 330

Résumé 332

Conclusions générales 333

Tableaux expérimentaux 341

Bibliographie 348

AVANT-PROPOS

Avant d'aborder cet exposé, j'ai à remplir l'agréable devoir de rendre hommage à tous ceux qui m'ont dirigé, conseillé, aidé, me permettant de mener à bien ce travail.

En premier lieu, j'exprime ma très vive gratitude à mon Maître M. le P[r] P.-P. Grassé, membre de l'Institut. En m'ouvrant, en 1959, les portes de son laboratoire, et en me faisant obtenir un poste dans l'Enseignement supérieur, il m'a permis d'aborder ce travail avec le minimum de soucis matériels. Il n'a pas hésité à me consacrer des heures que nous lui savons précieuses, et les conseils qu'il m'a prodigués, les discussions que nous avons eues, m'ont été une précieuse aide morale, en même temps qu'ils complétaient mon éducation biologique.

M. F. O. Albrecht a toujours accepté de m'approvisionner en Criquets, malgré les difficultés que lui créaient mes besoins expérimentaux. Sa brillante formation d'acridologiste, les conseils qu'il m'a donnés et l'importante bibliographie qu'il a mise à ma disposition m'ont été de précieux atouts.

Je remercie également M. Possompès et M. Bergerard, professeurs à la Sorbonne, qui m'ont fait l'honneur d'accepter de faire partie du Jury d'examen, aux côtés de M. P.-P. Grassé.

Nous nous acquittons d'un agréable devoir en rappelant à tous nos amis et collègues le bénéfice que nous avons retiré de leur aide matérielle et des suggestions qu'ils nous ont faites.

Enfin, en présentant ce travail, je pense avec émotion à ceux dont l'affection me fut un précieux réconfort.

MATÉRIEL BIOLOGIQUE

Nos recherches ont porté exclusivement sur le Criquet migrateur *Locusta migratoria migratorioides* (R. et F.). Il est de par sa robustesse, sa grande taille, la facilité de son élevage, éminemment favorable à toute expérimentation. On peut disposer tout au long de l'année d'un grand nombre d'animaux, car cette espèce ne présente ni diapause embryonnaire, ni diapause imaginale.

La souche de *Locusta migratoria migratorioides* (R. et F.) du laboratoire provient du Muséum d'Histoire Naturelle de Paris qui l'a constituée à partir d'individus rapportés de la Boucle du Niger vers 1950. Elle est conservée dans plusieurs laboratoires parisiens.

La méthode d'élevage et les cages utilisées au laboratoire d'Evolution des Etres organisés ont été décrites par F. O. Albrecht (1958) dans son travail sur *Locusta*, et éprouvées préalablement par Norris (1950) et Hunter-Jones (1956) à l'*Anti-Locust Centre* (Londres).

Les élevages « groupés » (2 000 larves, 150 adultes) sont effectués dans des cages « souche » en bois mesurant 38 × 38 × 52 centimètres. Chaque cage est vitrée sur une face et possède divers disques et portes de ventilation ajustables. Une ampoule électrique de 60 watts, fixée à l'opposé de la face vitrée, est allumée chaque jour de 9 heures à 19 heures.

Les élevages d'animaux isolés se font dans des cages cylindriques (duralumin et rhodoïde) à couvercle perforé, d'une capacité de 1,5 litre pour les larves jeunes et de 12 litres pour les larves du cinquième stade et les adultes. Ces cages sont, selon leur taille, groupées par 10 ou 5 autour d'ampoules électriques de 150 watts allumées dans les mêmes conditions que précédemment. Les animaux « isolés », élevés autour d'une même ampoule, ne peuvent pas se voir car sur chaque cage est fixé un manchon de papier opaque, vert, ne ménageant en direction de la lampe qu'une ouverture verticale de 3 à 4 cm de largeur. Cette souche de « solitaires » en était à sa seizième génération d'isolement au début de nos expériences.

Dans tous les cas, seuls des mâles grégaroïdes sont utilisés pour féconder les femelles, afin de mettre sur le seul compte de celles-ci la transmission des caractères observés.

Dans les trois types de cages, la température est de 36-38° C pendant la journée, mais tombe à 18-20° C la nuit (température de la pièce). L'humidité relative y est de 30-50 % le jour et de 50-70 % la nuit.

La nourriture consiste en blé germé âgé de 6 à 9 jours, distribué deux fois par jour, et en son de froment renouvelé chaque matin.

Dans ces conditions, la durée des stades successifs du développement s'établit comme suit :

Stades	*Locustes* « groupés »	*Locustes* « isolés »
1er stade	5-6 jours.	7-8 jours.
2e stade	5-6 jours.	6 jours.
3e stade	5-6 jours.	8 jours.
4e stade	7-8 jours.	8 jours (1).
5e stade	10-11 jours.	13 jours.
Adultes	2,5 à 3 mois.	2,5 à 3 mois.
Maturité sexuelle	25 à 30 jours. après la mue imaginale.	10 jours après la mue imaginale.

(1) Le stade 4 *bis* n'est apparu que deux fois au cours de nos recherches.

Les oothèques sont recueillies dans des pondoirs remplis de sable fin, stérilisé et humidifié (15 volumes d'eau pour 100 volumes de sable). Ramassés chaque matin, ils sont placés dans une étuve à 30° C. L'incubation des œufs dure de 12 à 14 jours.

L'âge des animaux groupés, utilisés dans nos expériences, devant être connu avec précision, nous effectuons à l'aide de fines baguettes de verre, dès l'achèvement de l'exuviation, des taches de vernis à ongle (Cutex) sur le pronotum ou sur les fémurs. Des combinaisons de points et de traits permettent de reconnaître les animaux d'âge défini, parmi leurs congénères. Pour les larves du premier stade et les animaux vivant en isolement cette précaution ne s'impose pas. Il suffit de noter la date exacte de l'éclosion ou de la dernière mue.

PREMIÈRE PARTIE

ÉTUDES ANATOMIQUES PRÉLIMINAIRES

CHAPITRE PREMIER

STRUCTURE ET ÉVOLUTION DES YEUX COMPOSÉS DE *LOCUSTA* AU COURS DU DÉVELOPPEMENT POST-EMBRYONNAIRE

La précision de l'orientation phototropique du Criquet migrateur croît au cours de la vie larvaire et chez l'adulte jeune, alors qu'elle diminue chez l'imago mûr. L'interprétation de ces faits exige une étude des yeux composés, car des processus de maturation puis de sénescence peuvent affecter le système de réception : œil, ocelle. Divers auteurs ont d'ailleurs établi un parallélisme entre la précision de l'orientation taxique des Insectes et le degré de développement des photorécepteurs : Diptères (Mac Ewen, 1918; Krafka, 1924; Brown et Hall, 1936; Fardon, Carrol, Sullivan, 1937; Kalmus, 1943, 1946, 1961; Fingermann, 1952; Medioni, 1959-1961); Isoptères (Richard, 1950).

On observe chez les adultes grégaires une dépigmentation progressive des ommatidies. Ce phénomène est particulièrement net chez les mâles. Il conduit de l'œil pigmenté, noir de jais (caractéristique du jeune imago comme de la larve), à un œil gris clair, typique des vieux mâles. Cette dépigmentation peut résulter d'une disparition des pigments mélaniques ou d'un remaniement dans leur distribution, ce que seule une étude structurale peut révéler. Ces pigments subissent également une migration journalière qui fait que chez un vieil adulte, sombre le matin (adaptation à l'obscurité), l'œil composé ne prendra sa coloration gris clair que lorsqu'il sera adapté à la lumière. Ces migrations sont difficilement appréciables chez les larves et les jeunes adultes, car leurs yeux sont très pigmentés.

1° *Matériel et techniques.*

Cette étude structurale ne porte que sur les Criquets de la phase grégaire.

a) Réalisation des coupes.

1° *Prélèvement.* — Les yeux sont prélevés grâce à trois incisions de la capsule céphalique. La première section est sagittale. La seconde, horizontale, passe à 1 mm sous chaque œil; quant à la troisième, verticale, elle passe à 1 mm en arrière de ceux-ci. Nous détachons avec l'œil l'ocelle adjacent. Les âges auxquels sont effectués les prélèvements sont précisés dans les figures présentées paragraphe II.

2° *Fixation, inclusion, coloration.* — Les pièces sont fixées au Bouin alcoolique où elles séjournent très exactement 48 heures. Après trois bains d'alcool 95° et deux bains d'alcool butylique de 24 heures chaque, nous conservons ces organes un minimum de 15 jours dans l'alcool butylique. L'air des trachées et des sacs aériens en est chassé par passage à la trompe à vide après le deuxième bain d'alcool 95°. L'inclusion se fait dans la cyto-paraffine 54°-56° C après trois bains de 24 heures chaque.

Les coupes sont traitées, sur lame, 2 minutes par l'hématoxyline de Groat, différenciées 5 minutes à l'eau du robinet, puis placées 10 minutes dans le mélange trichromique de Prenant (variante Gabe).

Les traitements histologiques peuvent entraîner des déformations de l'ommatidie et, notamment, un rétrécissement dû à la paraffine chaude. Pour ces raisons, et afin que les modifications soient toujours de même ordre, les temps indiqués ci-dessus, ont été scrupuleusement observés.

b) Mesures.

Les dimensions des ommatidies diffèrent notablement dans les diverses zones d'un même œil. Il convient donc de toujours choisir, pour les mesures, la même région oculaire. Aussi donnerons-nous toujours les dimensions des facettes les plus âgées. Elles se situent dans la zone postéro-dorsale de l'œil, car à chaque mue c'est à partir du bord antérieur de celui-ci qu'apparaissent les nouvelles ommatidies.

Après repérage dans cette zone d'une ommatidie coupée sur toute sa longueur, nous évaluons à l'aide d'un micromètre oculaire les dimensions des éléments suivants :

— épaisseur de la cuticule;
— longueur et largeur distale du cristallin;
— hauteur et largeur des noyaux du cristallin;
— longueur et largeur distale de la rétine;
— hauteur et largeur des noyaux rétiniens proximaux et distaux.

Chaque valeur indiquée dans les graphiques du paragraphe II est la moyenne de 8 mesures effectuées sur 4 animaux de même âge.

Pour les évaluations de volume, nous avons assimilé : 1° la rétine et le cristallin à des troncs de cône subdivisés en autant d'éléments identiques qu'il y a de cellules constitutives; 2° les noyaux du cristallin et de la rétine à des ellipsoïdes de révolution.

2° *Evolution quantitative des principaux constituants de l'ommatidie.*

Chaque œil est constitué par un grand nombre d'ommatidies du type eucône (terminologie de Grenacher). Elles contribuent à la formation d'une image par apposition.

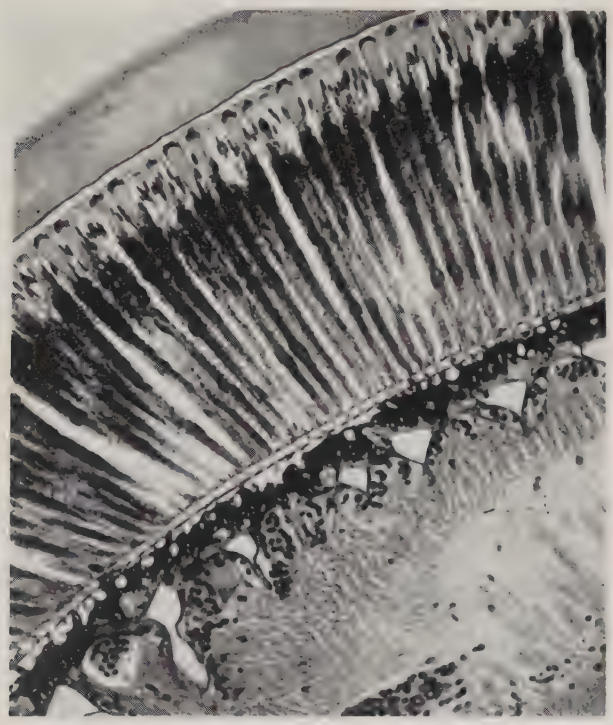


Fig. 1. — Coupe au niveau des yeux composés d'un adulte mâle âgé de 21 jours.

a) La cornée ou cornéule ou facette.

La coloration trichromique de Prenant permet d'y distinguer 3 couches, alors que Roonwal n'en distingue que 2 dans la cornée de *Schistocerca*. L'épicuticule n'est douée d'aucune affinité tinctoriale particulière. Sa structure est homogène. L'exocuticule, fortement éosinophile, présente sur sa face interne, au niveau de chaque ommatidie, un épaississement hémisphérique. L'endocuticule a une structure lamellaire. Contrairement aux deux couches précédentes, son épaisseur varie considérablement d'un stade à l'autre et au cours d'un même stade (fig. 1).

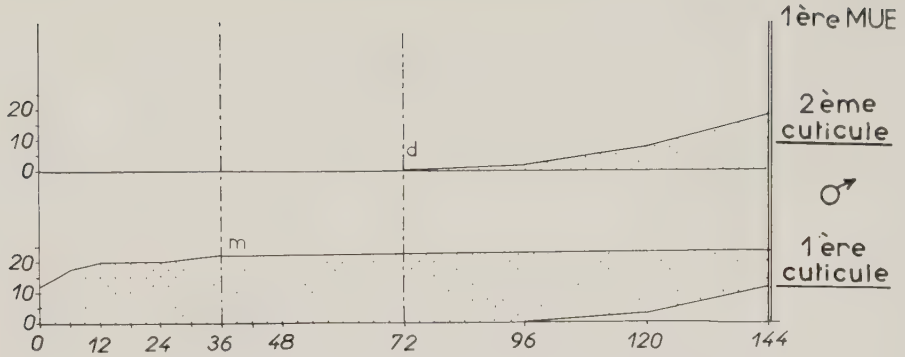


Fig. 2. — Evolution de la cornéule au cours du 1er stade. En abscisse : temps en heures; en ordonnée : épaisseur de la cornéule en microns. *m :* épaisseur maximum; *d :* décollement de l'ancienne cuticule et début de sécrétion de la nouvelle cuticule.

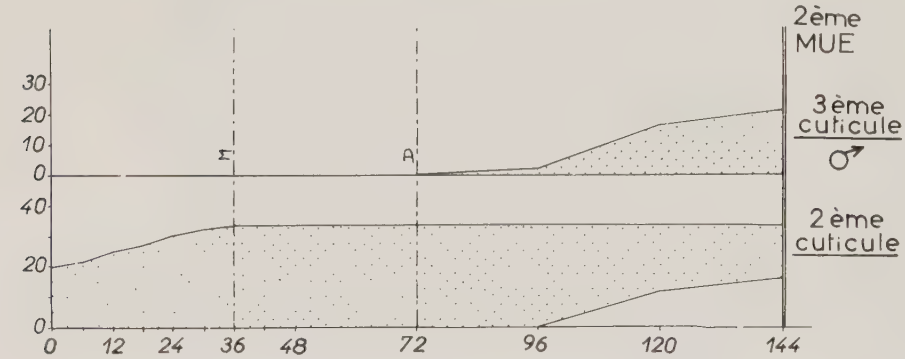


Fig. 3. — Evolution de la cornéule au cours du 2e stade. En abscisse : temps en heures; en ordonnée : épaisseur de la cornéule en microns. *m :* épaisseur maximum; *d :* décollement de l'ancienne cuticule et début de sécrétion de la nouvelle cuticule.

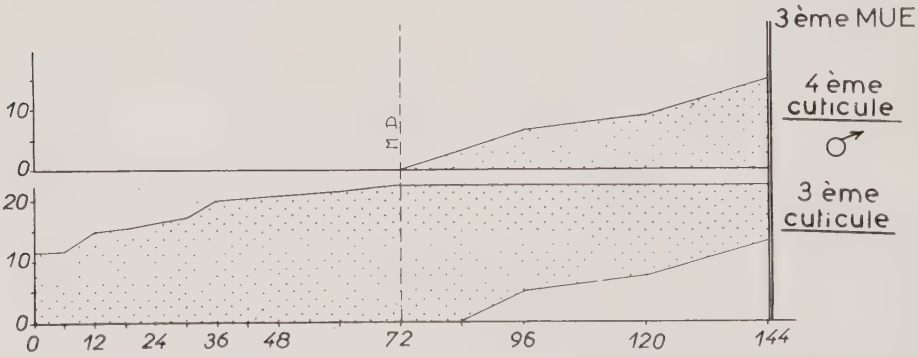


Fig. 4. — Evolution de la cornéule au cours du 3e stade. En abscisse : temps en heures; en ordonnée : épaisseur de la cornéule en microns. *m :* épaisseur maximum; *d :* décollement de l'ancienne cuticule et début de sécrétion de la nouvelle cuticule.

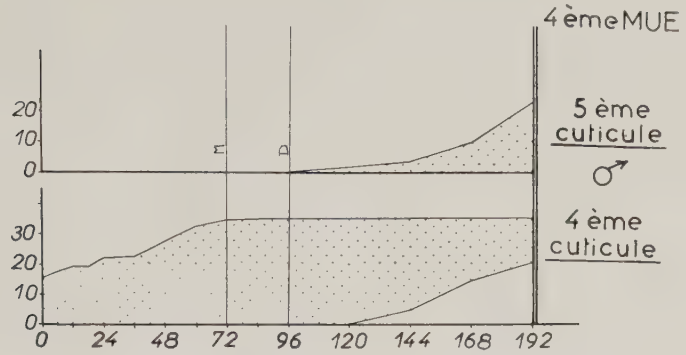


Fig. 5. — Evolution de la cornéule au cours du 4e stade. En abscisse : temps en heures; en ordonnée : épaisseur de la cornéule en microns. *m :* épaisseur maximum; *d :* décollement de l'ancienne cuticule et début de sécrétion de la nouvelle cuticule.

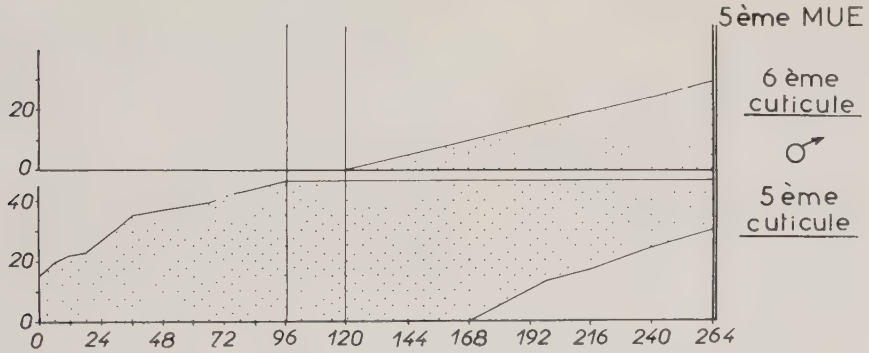


Fig. 6. — Evolution de la cornéule au cours du 5e stade. En abscisse : temps en heures; en ordonnée : épaisseur de la cornéule en microns. *m :* épaisseur maximum; *d :* décollement de l'ancienne cuticule et début de sécrétion de la nouvelle cuticule.

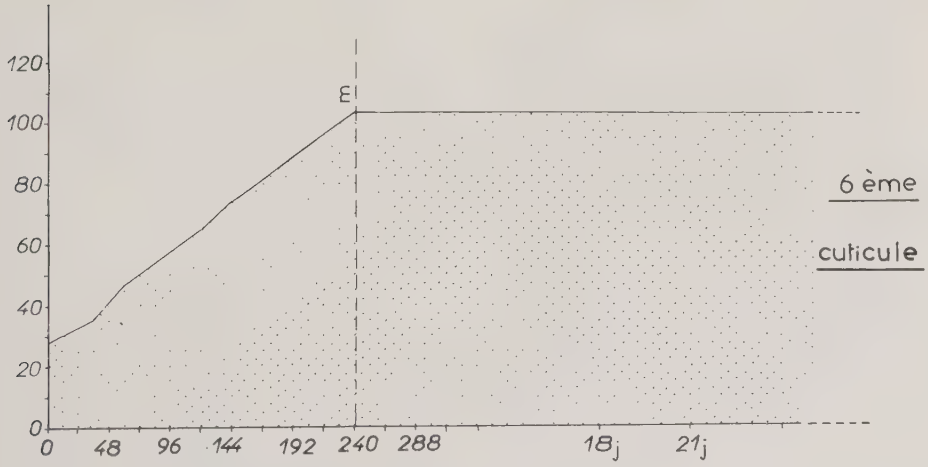


Fig. 7. — Evolution de la cornéule chez les adultes mâles.
En abscisse : temps en heures et en jours;
en ordonnée : épaisseur de la cornéule en microns.

A la différence de ce qui fut observé par Roonwal (1947) chez *Schistocerca,* mais comme chez *Anacridium ægyptium* (Friza, 1929), *Calliptamus* et *Tettix* (Jörschke, 1914), la cornée de *Locusta* présente de place en place de fins sensilles.

L'étude quantitative porte sur les trois points suivants :

1° Appréciation, au cours de chaque stade, de l'accroissement progressif de la cornée (fig. 1 à 6) qui atteint son épaisseur maximum à l'issue du premier tiers de chaque stade larvaire et 12 jours après la mue imaginale.

2° Détermination précise des âges auxquels se produisent les diverses phases préparatoires à la mue : décollement de l'hypoderme, résorption de l'ancienne cuticule et sécrétion de la nouvelle (tableau I).

Tableau I. — Valeurs et phases caractéristiques de l'évolution de la cornée

	1er stade		2e stade		3e stade		4e stade		5e stade		Adultes	
	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀
Temps nécessaire à l'élaboration de la cuticule (en heures).	48	36	72	36	72	72	90	90	96	120	336	240
Décollement complet de la cuticule réalisé au bout de (en heures).	72	72	72	72	72	72	96	96	120	120	—	—
Début de la résorption de l'ancienne cuticule au bout de (en heures)	96	96	96	96	84	84	120	120	168	168	—	—
Taux d'accroissement de la cuticule	1,00	1,12	1,50	1,56	1,99	2,05	3,09	3,12	4,15	4,16	9,06	9,06

3° Comparaison des épaisseurs maxima prises par la cornée au cours des stades successifs. Nous avons évalué le taux d'accroissement de cette cuticule en prenant comme unité l'épaisseur maxima de la cornée des larves mâles du 1er stade (tableau I). Si e est l'épaisseur maxima au 1er stade, elle est de 1,5 e au 2e stade, de 2 e au 3e stade, de 3 e au 4e stade, de 4 e au 5e stade et de 9 e chez les adultes.

Remarques. — 1° Les différences entre mâles et femelles ne sont pas significatives.

2° A partir du 4e stade, la nouvelle cuticule est plus épaisse avant la mue qu'après celle-ci, car elle prend une disposition moniliforme. Elle s'étire lors de l'exuviation d'où une diminution d'épaisseur.

3° Nous n'avons pas pu discerner les cellules cornéagènes du *Locusta.* Roonwal, chez *Schistocerca,* les situe dans l'espace délimité par la face interne de la cuticule et l'extrémité distale des noyaux cristalliniens. Chez *Locusta,* cet espace est optiquement vide. Si Friza les représente chez *Calliptamus italicus,* ni Jörschke (1914), ni Friza (1929) n'y font allusion chez les autres Acridiens.

b) ***Le cristallin*** (fig. 8).

En forme de cône tronqué à grande base distale, le cristallin est constitué par quatre éléments identiques étroitement accolés. Il se poursuit sans démarcation nette par le rhabdome.

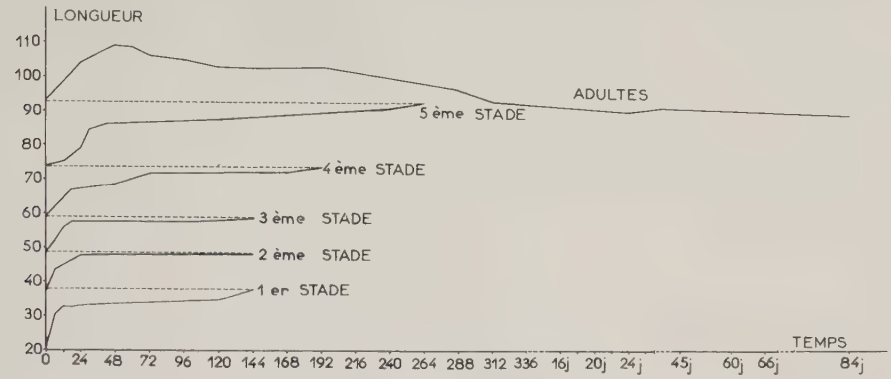


Fig. 8. — Variations de la longueur du cristallin au cours de la vie des *Locustes* mâles. En abscisse : temps en heures et en jours; en ordonnée : longueur en microns.

1° La longueur du cristallin croît tout au long de la vie larvaire du Criquet migrateur et durant les 4 premiers jours de la vie imaginale.

2° La croissance linéaire du cristallin est importante durant les premières 24 à 48 heures (selon les stades) de chaque intermue.

3° Chez les adultes âgés de plus de 4 jours, la longueur du cristallin diminue progressivement. Le taux d'accroissement qui est de 4,5 à la 60e heure de la vie imaginale n'est plus que de 4,1 chez les Criquets âgés de 78 jours. Ce fait semble lié à une déshydratation du cristallin. Cette hypothèse est étayée par les travaux de Millot et Fontaine (1937) qui ont observé une diminution progressive de la teneur en eau du corps du Criquet adulte.

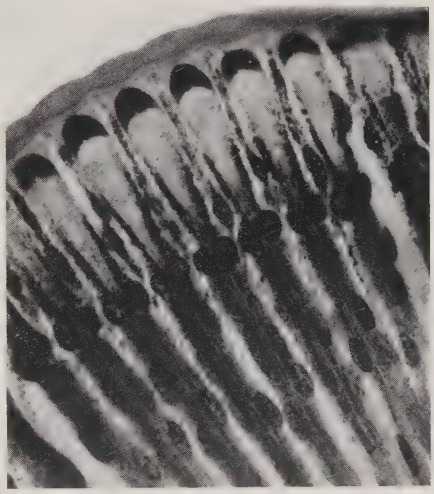


Fig. 9. — Coupe au niveau des yeux composés d'une larve femelle du 3e stade. Remarquer la forme allongée des noyaux de Semper et l'absence de cellules cornagènes.

c) ***Les noyaux cristalliniens ou noyaux de Semper*** (fig. 9 à 12).

Les 4 noyaux de Semper coiffent le pôle distal du cristallin. Leur forme varie au cours de la crois

sance du Criquet migrateur. Durant les 3 premiers stades larvaires, ces noyaux constituent un demi-ellipsoïde de révolution fusiforme. Puis cet ensemble nucléaire se tassant, nous passons dès le 4e stade à un demi-ellipsoïde de révolution lenticulaire. Ces variations de forme résultent de modifications portant sur :

1° *La hauteur des noyaux du cristallin* (fig. 10). Cette hauteur dimi-

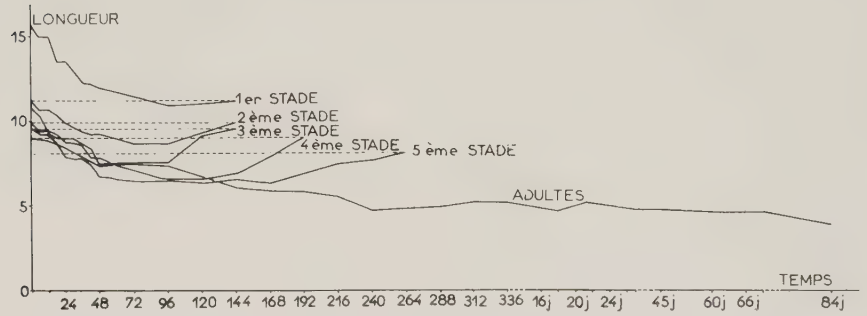


Fig. 10. — Variations de la hauteur des noyaux du cristallin au cours de la vie des *Locustes* mâles. En abscisse : temps en heures et en jours; en ordonnée : longueur en microns.

nue tout au long de la vie du *Locusta* et principalement au cours du 1er stade larvaire. Durant la seconde moitié des intermues, la préparation à l'exuviation entraîne un gonflement des noyaux de Semper, d'où une augmentation de leur hauteur.

2° *La largeur et le volume des noyaux du cristallin* (fig. 11 et 12).

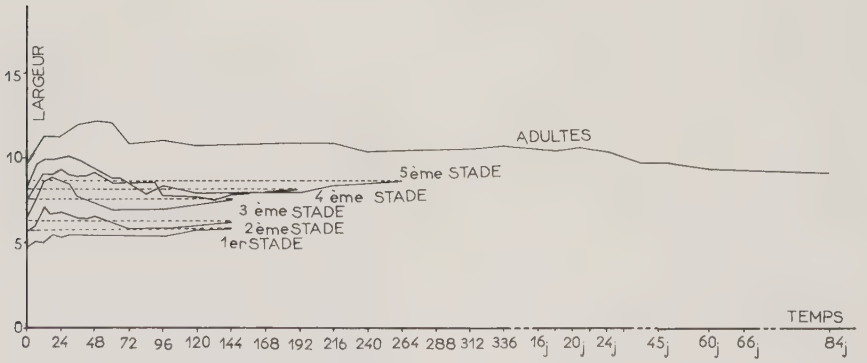


Fig. 11. — Variations de la largeur des noyaux du cristallin au cours de la vie des *Locustes* mâles. En abscisse : temps en heures et en jours; en ordonnée : largeur en microns.

Ces grandeurs croissent durant la vie larvaire et les 3 premiers jours de la vie imaginale. Elles diminuent ensuite progressivement jusqu'à la mort de l'insecte. Les noyaux de Semper sont donc affectés par un phénomène de sénescence précoce identique à celui qui atteint le cristallin.

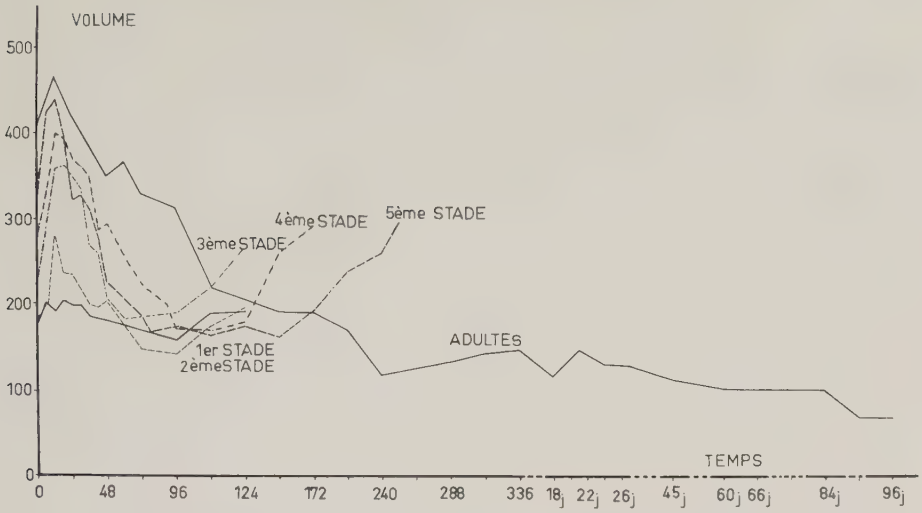


FIG. 12. — Variations du volume des noyaux du cristallin au cours de la vie des *Locustes* mâles. En abscisse : temps en heures et en jours; en ordonnée : volume en μ^3.

Au cours d'une intermue, on peut distinguer 3 périodes successives dans l'évolution de la largeur et du volume des noyaux du cristallin :

a) Une période de grand accroissement. Elle dure de 24 à 48 heures, durant lesquelles l'activité cellulaire est intense, car il y a élongation du cristallin.

b) Une période de faible activité et de repos cellulaire. Elle se traduit par une diminution de la largeur et du volume des noyaux de Semper qui acquièrent la valeur caractéristique du stade envisagé.

c) Une période d'accroissement lent au cours de la seconde moitié des intermues, alors que se déroulent les phénomènes préparant la mue.

d) Evolution du rapport nucléoplasmique des cellules cristalliniennes (fig. 13).

1° Le rapport nucléoplasmique *(R. N. P.)* des cellules cristalliniennes diminue tout au long de la vie du Criquet migrateur, indiquant une différenciation de plus en plus poussée de ces cellules. Cette différenciation est importante au cours du 1er stade puisque le *R. N. P.* passe de 1,43 à la naissance à 0,59 lors de la première mue.

2° Chez les imagos, malgré une diminution précoce du volume du cristallin due à sa déshydratation, les valeurs du R. N. P. baissent continuellement, ce qui indique une dégénérescence des noyaux de Semper.

3° Au cours de la seconde moitié des diverses intermues, la reprise d'activité des cellules cristalliniennes, qui assurent l'édification du cristallin, entraîne un accroissement du volume des noyaux du cristallin d'où une augmentation du R. N. P.

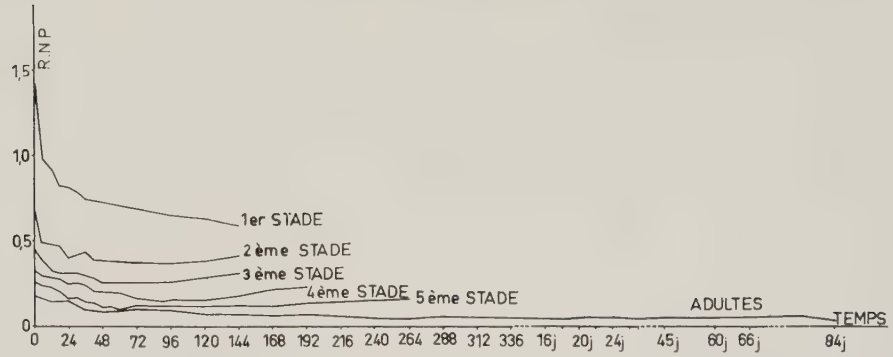


Fig. 13. — Evolution du rapport nucléoplasmique (R. N. P.) des cellules cristalliniennes au cours de la vie des *Locustes* mâles. En abscisse : temps en heures et en jours; en ordonnée : longueur en microns.

e) Les cellules rétiniennes ou cellules visuelles.

Elles constituent la portion photosensible de l'œil composé. Les 6 cellules d'une *rétinule* élaborent axialement un rhabdome non subdivisé en rhabdomères.

Les variations de la longueur, de la largeur distale et du volume des cellules rétiniennes sont similaires. Pour l'évaluation du volume nous n'avons pas tenu compte des sexes (fig. 14, 15 et 16).

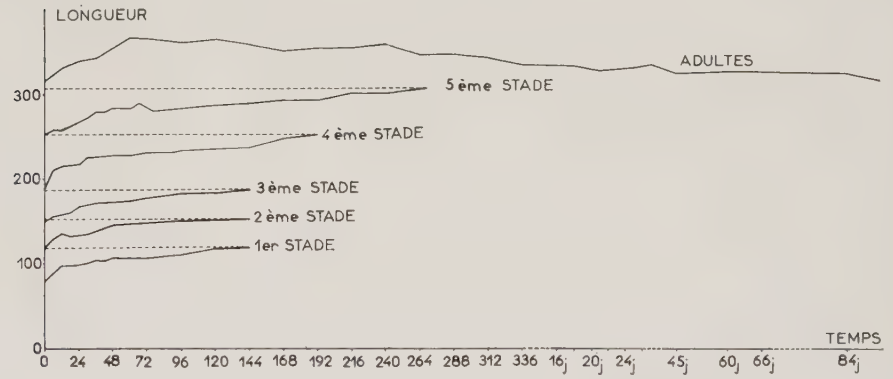


Fig. 14. — Variations de la longueur des cellules rétiniennes au cours de la vie des *Locustes* mâles. En abscisse : temps en heures et en jours; en ordonnée : longueur en microns.

— La longueur, la largeur distale et le volume des cellules visuelles de *Locusta* croissent durant la vie larvaire et les 4 premiers jours de la vie imaginale.

— Ces trois grandeurs augmentent rapidement durant les premières 48 heures de chaque intermue.

— Chez les imagos âgés de plus de 4 jours elles décroissent progressivement. La comparaison des divers taux d'accroissement

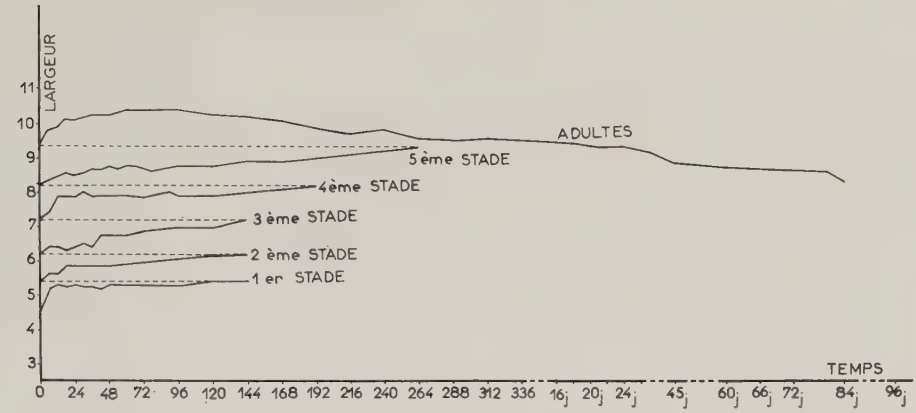


Fig. 15. — Variations de la largeur distale des cellules rétiniennes au cours de la vie des *Locustes* mâles. En abscisse : temps en heures et en jours; en ordonnée : largeur en microns.

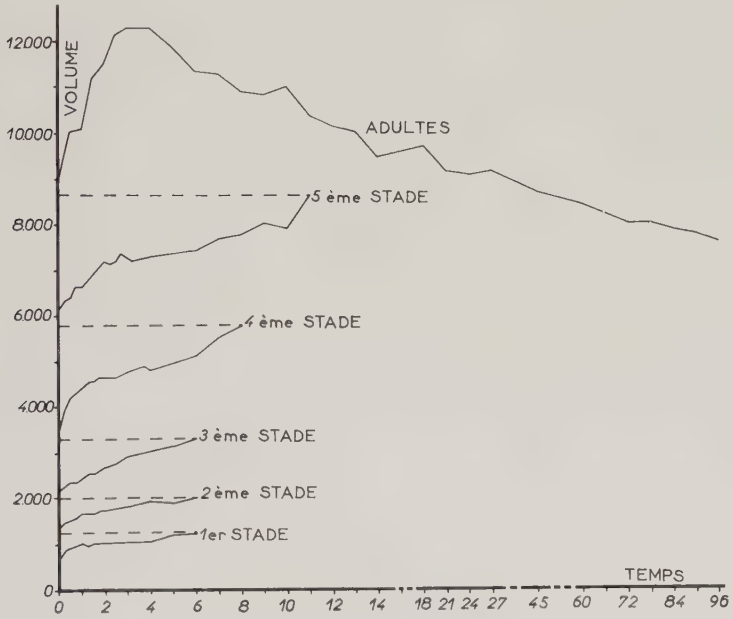


Fig. 16. — Variations du volume des cellules rétiniennes au cours de la vie du *Locusta*.
En abscisse : temps en heures et en jours; en ordonnée : volume μ^3.

calculés chez les adultes âgés de 4 et de 84 jours en fournissent une preuve évidente :

Taux d'accroissement	Longueur	Largeur distale	Volume
Adultes de 4 jours	4,494	2,345	18,859
Adultes de 84 jours	3,941	1,875	11,742

f) Les noyaux rétiniens.

Ces noyaux sont répartis en 2 plans qui subdivisent les rétinules en 3 parties égales. Cette disposition est valable pour tous les individus, à l'exception des larves du 1er stade où ces noyaux déterminent 3 plans de répartition subdivisant les rétinules en 4 parties identiques. Les dimensions et le volume des noyaux rétiniens proximaux et distaux augmentent au cours des phases successives de la croissance du Criquet migrateur. Il n'a pas été possible de mettre en évidence une variation de ces valeurs en rapport avec les mues ou le vieillissement des adultes, à la différence de ce qui fut observé au niveau des noyaux de Semper. Nous indiquons dans le tableau ci-dessous les moyennes des mesures effectuées tant chez les mâles que chez les femelles.

Stades	Noyaux rétiniens distaux			Noyaux rétiniens proximaux		
	Long. (μ)	Larg. (μ)	Vol. (μ³)	Long. (μ)	Larg. (μ)	Vol. (μ³)
1er stade	15,70	5,10	213,80	17,40	3,65	119,00
2e stade	15,90	5,35	239,70	18,05	3,65	124,40
3e stade	15,60	5,60	255,50	18,05	3,70	129,20
4e stade	15,35	5,95	285,10	17,75	4,00	151,80
5e stade	15,65	6,35	330,30	18,15	4,20	170,90
Adultes	16,50	6,80	350,00	18,50	4,80	222,50

Il semble, d'après ce tableau, qu'il y ait lieu de distinguer deux types de noyaux rétiniens, donc deux types de cellules visuelles caractérisées tant par la position de leurs noyaux (proximal ou distal) que par les caractères morphométriques de ceux-ci. Cette supposition est conforme aux observations de divers auteurs qui, se basant sur les analyses d'électrorétinogrammes, admettent l'existence, dans les yeux des Arthropodes, de plusieurs types de photorécepteurs : Naka et Kuwabara (1959); Autrum et Burkhardt (1960, 1961); Goldsmith (1960). Hanstrom (1927) décrit deux types de fibres rétiniennes.

3° Evolution pigmentaire de l'œil du Criquet migrateur.

Les yeux composés du Criquet migrateur de phase grégaire se dépigmentent progressivement dès la mue imaginale, mais de façon beaucoup plus marquée chez les mâles que chez les femelles (fig. 17 et 18). Elle est très rapide lors de l'acquisition de la maturité sexuelle mâle, qui se traduit également par le développement de la couleur jaune citron typique des individus mâtures, et par la disparition des dessins pigmentaires bruns des « joues » ou *gena*. Cette dépigmentation est due à une disparition partielle et non localisée des pigments bruns et non à un

Fig. 17. — Evolution pigmentaire des yeux composés des adultes mâles de *Locusta*, phase grégaire.
A : 3 jours; *B* : 15 jours; *C* : 20 jours; *D* : 30 jours.

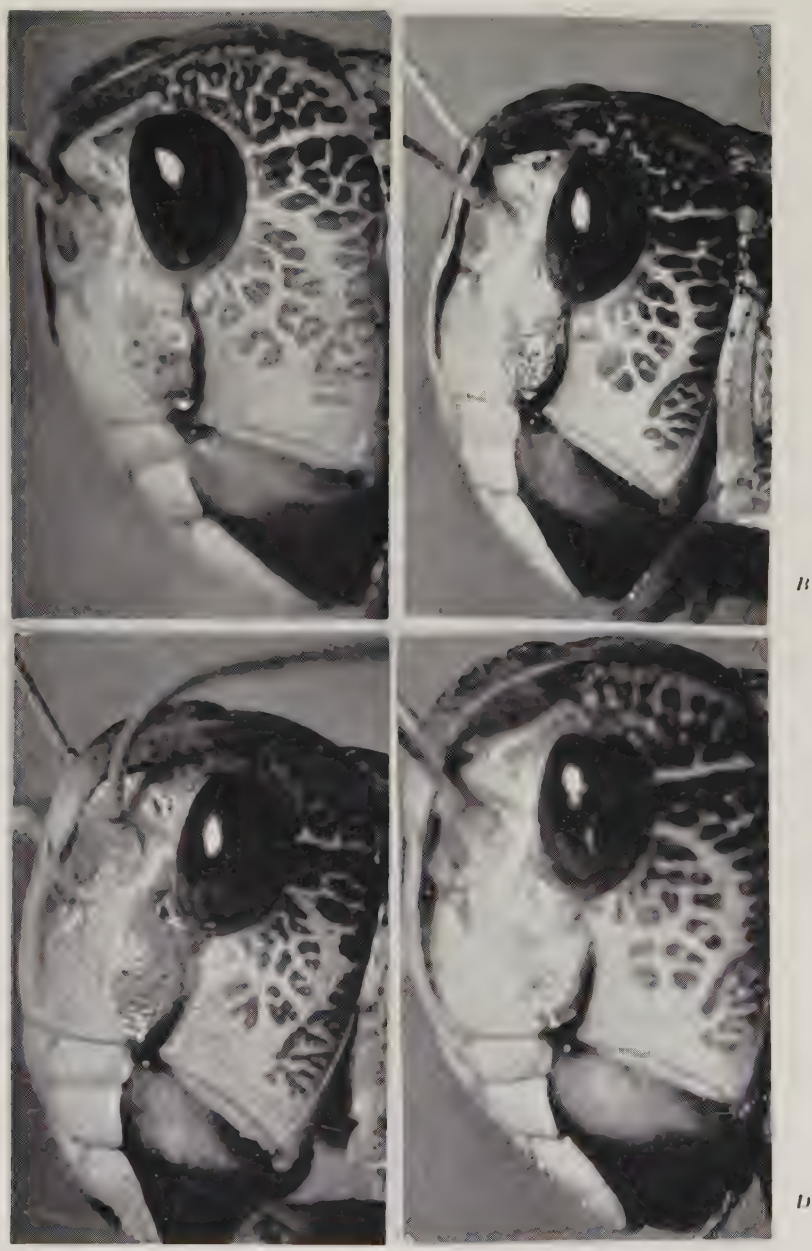


FIG. 18. — Evolution pigmentaire des yeux composés des adultes femelles de *Locusta*, phase grégaire.
A = 1 jour; *B* = 8 jours; *C* = 15 jours; *D* = 36 jours.

changement de leur répartition. Elle affecte les cellules pigmentaires vraies et la couche pigmentaire qui, sous la membrane fenestrée, constitue le « fond » de l'œil.

Résumé.

1° L'œil composé de *Locusta migratoria migratorioides* (R. et F.) est du type eucône et forme ses images par apposition.

2° Les divers constituants de l'ommatidie (cuticule, cristallin, rétine, cellules pigmentaires) sont en place dès l'éclosion et persistent durant toute la vie du Criquet. Seuls les noyaux rétiniens ont une disposition particulière durant le 1er stade : répartition en 3 plans au lieu de 2 aux autres stades. Les seules modifications apparaissant sont d'ordre quantitatif.

3° La structure des yeux composés des mâles et des femelles est identique.

4° L'épaisseur maximum de la cuticule oculaire ou cornéule croît au cours de l'ontogénèse du Criquet migrateur. Si au 1er stade elle est mesurée par e, elle est de 1,5 e au 2e stade, de 2 e au 3e stade, de 3 e au 4e stade, de 4 e au 5e stade et de 9 e chez les adultes.

5° Les dimensions du cristallin et des cellules visuelles augmentent de l'éclosion au 4e jour de la vie imaginale, puis elles diminuent lentement jusqu'à la mort des individus. Nous interprétons cette régression comme un processus de sénescence précoce parallèle à la déshydratation qui affecte les adultes au cours de leur vieillissement. La croissance du cristallin et de la rétine est particulièrement importante au cours des deux premiers jours de chaque intermue.

6° L'étude du rapport nucléoplasmique des cellules cristalliniennes indique :

— Une différenciation de plus en plus poussée de ces cellules chez les larves et les adultes jeunes.

— Une dégénérescence des noyaux de Semper chez les adultes âgés.

— Des modifications synchrones de la mue se traduisant par un gonflement nucléaire lors de la croissance du cristallin.

7° L'étude quantitative de la rétine nous conduit à distinguer 2 types de cellules visuelles caractérisées par la position (proximale ou distale) et par les caractères morphométriques de leur noyaux.

8° Les noyaux rétiniens, à la différence des noyaux de Semper, ne présentent aucune modification en rapport avec les mues ou le vieillissement des adultes.

9° La dépigmentation des yeux composés des *Locusta* adultes est plus marquée chez les mâles que chez les femelles, et particulièrement rapide lors la maturation sexuelle.

Fig. 19. *A* et *B*. — Représentation schématique d'une ommatidie de *Locusta* à diverses étapes de sa croissance.

1, 1er stade, nouveau-né; 2, 1er stade, 48 heures; 3, 1er stade, 144 heures; 4, 2e stade, 72 heures; 5, 3e stade, 72 heures; 6, 4e stade, 96 heures; 7, 5e stade, 120 heures; 8, adultes ♂, 8 jours; 9, adultes ♂, 84 jours.

C, cristallin; *CC*, emplacement supposé des cellules cornéagènes; *CPD*, cellule pigmentaire distale; *CPP*, cellule pigmentaire proximale; *CRD*, cellule rétinienne à noyau distal; *CRP*, cellule rétinienne à noyau proximal; *En*, endocuticule; *Ep*, épicuticule; *Ex*, exocuticule; *FN*, fibre nerveuse; *MF*, membrane fenestrée; *N*, noyau d'une cellule pigmentaire; *NR*, noyau rétinien; *NC*, noyaux cristalliniens ou de Semper; *R*, rhabdome.

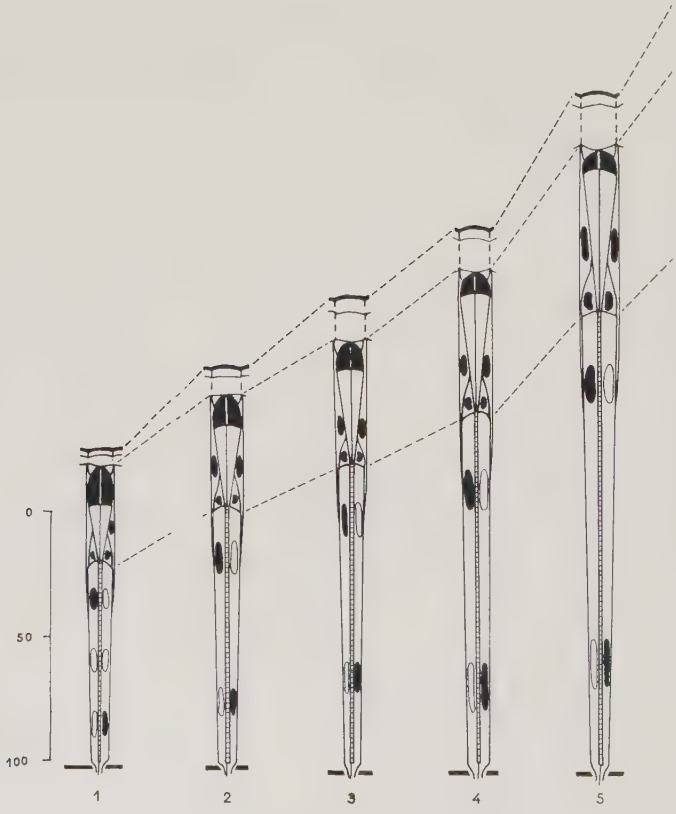


Fig. 19 *A*.

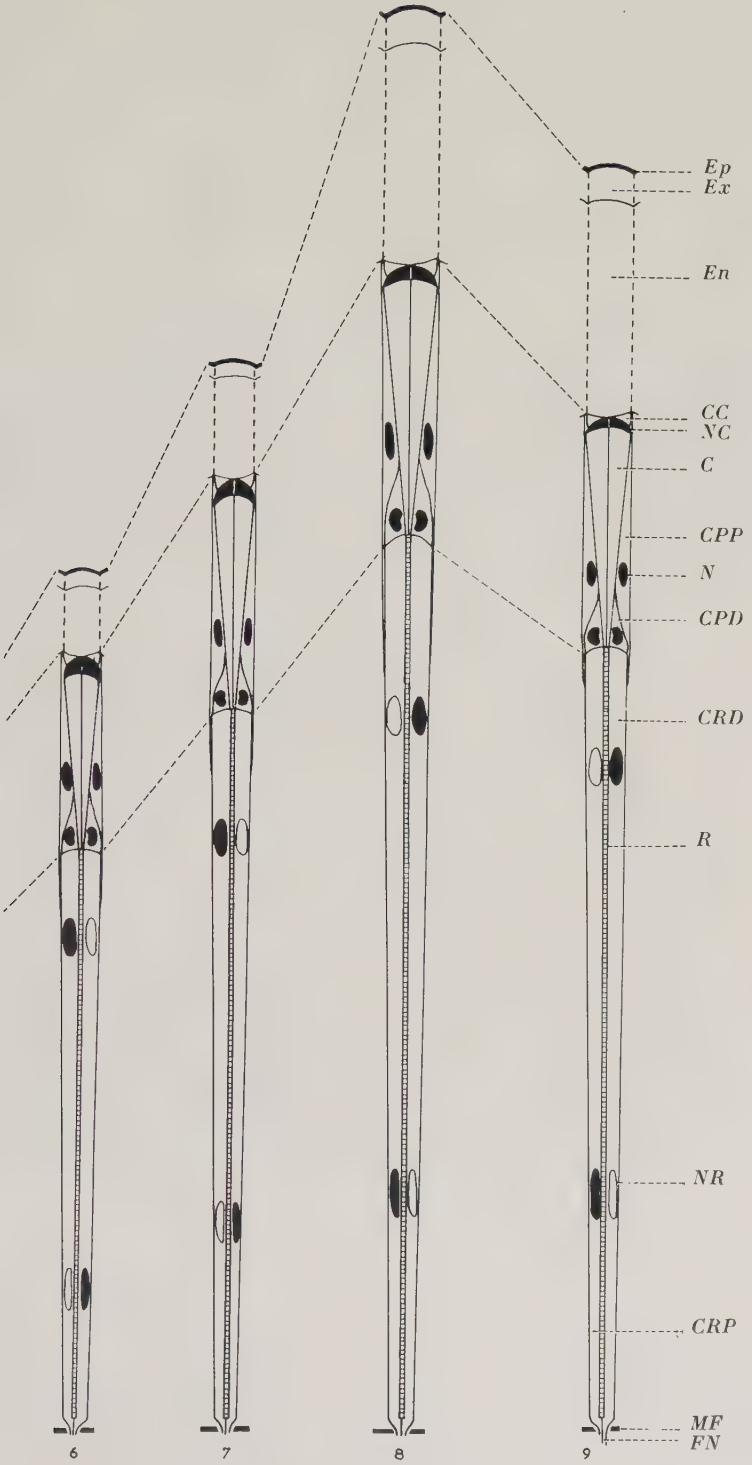


FIG. 19 *B*.

CHAPITRE II

ÉVOLUTION STRUCTURALE DES OCELLES FRONTAUX DU *LOCUSTA* AU COURS DU DÉVELOPPEMENT POST-EMBRYONNAIRE

Le Criquet migrateur possède 3 ocelles dorsaux visibles dès l'éclosion et disposés en triangle. Deux de ceux-ci, latéraux, sont situés près du bord interne et à mi-hauteur des yeux composés. Le troisième, médian, est à égale distance de la base des antennes, légèrement au-dessous de celles-ci.

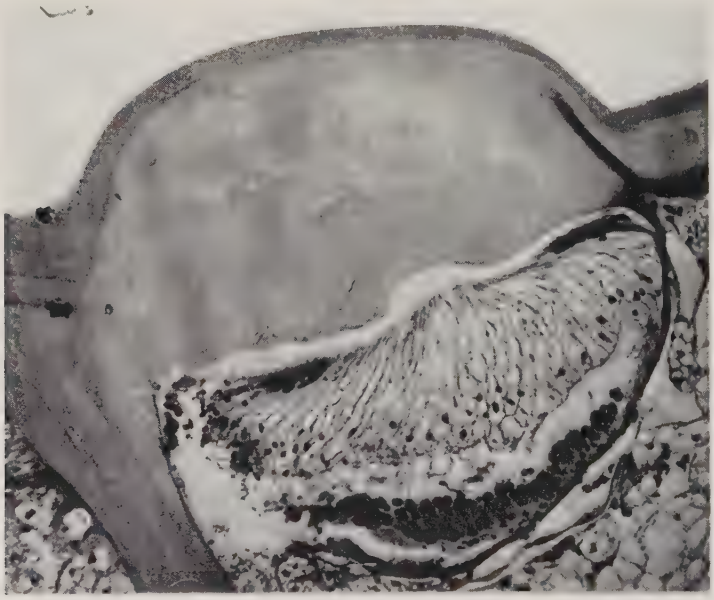


Fig. 20. — Cuticule ocellaire d'un adulte mâle de 21 jours. Remarquer, sur la face interne, la dépression axiale.

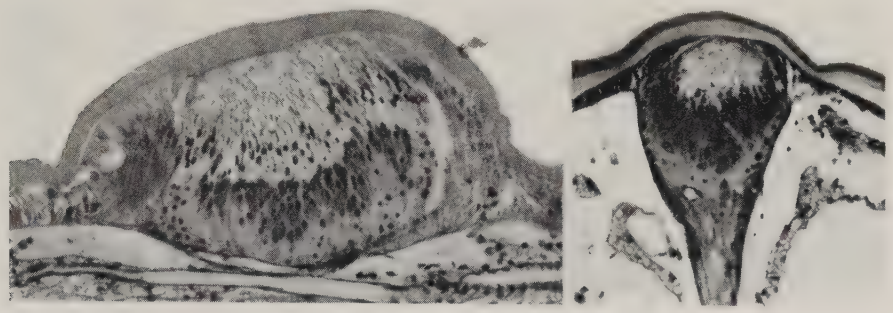
Leur structure est typique et constante tout au long de la vie du *Locusta*. Parmi leurs constituants nous distinguons :

1° La *cornée* ou *cornéule*. Elle correspond à une portion transparente de la cuticule céphalique et comporte, tout comme au niveau des ommatidies, 3 couches : épicuticule, exocuticule, endocuticule. Son aspect est variable. Chez les larves, elle a la même épaisseur que la cuticule céphalique avoisinante et ne forme pas de

lentille. Chez les adultes, la cornée est très épaisse et constitue une lentille biconvexe. Sa face interne, peu bombée, présente une dépression axiale (fig. 20).

2° Les cellules *cornéagènes* ou *cornéennes*. Ces cellules persistent et sont en continuité avec l'hypoderme banal. Leur noyau est très aplati. Les membranes, extrêmement fines, convergent vers le centre de la cornéule. Ces cellules sont transparentes et constituent avec la cornéule un ensemble dioptique convergent, ainsi que l'a montré Cornwell.

Les cellules cornéagènes périphériques contiennent d'abondants granules d'un pigment brun. Elles constituent un iris disposé de telle sorte que seuls les rayons lumineux frappant la région centrale des ocelles peuvent y pénétrer (fig. 21).



A *B*

Fig. 21. — Structure des ocelles dorsaux. *A :* adulte femelle de 3 jours. On peut reconnaître l'iris, les cellules cornéennes et les cellules visuelles. *B :* larve du 3e stade. La cuticule ocellaire a la même épaisseur que la cuticule céphalique avoisinante.

Tableau II. — Variations de l'épaisseur de la cuticule ocellaire (en microns).

Age (en heures)	1er stade		2e stade		3e stade		4e stade		5e stade		Adultes	
	1re cuticule	2e cuticule	2e cuticule	3e cuticule	3e cuticule	4e cuticule	4e cuticule	5e cuticule	5e cuticule	6e cuticule	Age en h et j.	6e cuticule
0	5,76	—	6,75	—	8,55	—	15,30	—	25,20	—	0	27,18
6	9,00	—	—	—	11,70	—	18,00	—	27,00	—	12	39,60
12	9,90	—	13,50	—	16,80	—	19,20	—	30,30	—	36	48,38
18	9,90	—	14,85	—	18,00	—	—	—	34,56	—	48	70,20
24	11,70	—	16,42	—	18,45	—	25,65	—	35,10	—	60	86,00
30	12,60	—	—	—	19,20	—	33,60	—	41,40	—	72	95,40
36	13,50	—	18,00	—	24,30	—	34,50	—	47,25	—	96	111,15
42	13,50	—	20,25	—	—	—	32,91	—	45,00	—	120	125,10
48	13,50	—	20,25	—	25,20	—	36,45	—	48,60	—	144	136,80
54	—	—	—	—	—	—	—	—	49,80	—	168	151,20
60	—	—	—	—	26,65	—	40,20	—	50,40	—	192	158,58
66	—	—	—	—	—	—	—	—	52,20	—	216	176,40
72	—	—	20,40	—	28,20	—	41,40	—	—	—	240	198,90
78	—	—	—	—	—	—	—	—	52,80	—	264	210,15
90	—	—	—	—	—	—	41,76	—	—	—	288	210,15
96	13,50	—	20,40	0,90	22,20	3,96	41,40	—	55,80	—	13 j.	210,60
120	12,60	2,70	12,60	5,40	18,51	5,15	40,00	3,15	55,80	—	14 j.	209,70
144	4,80	6,30	7,20	8,55	8,64	15,12	35,28	7,20	55,58	5,40	16 j.	210,15
168							19,80	10,80	55,80	9,00	21 j.	210,15
192							16,80	25,20	52,20	13,50		
240									36,00	21,60		

3° *Les cellules rétiniennes.* Ces cellules constituent un ensemble en forme de cupule qui enveloppe totalement la masse des cellules cornéennes. Elles sont massives et groupées par 3 en *rétinules.* Au centre de chaque rétinule, le rhabdome, grêle et flexueux, a la forme d'un Y dont chaque branche est élaborée par une des 3 cellules rétiniennes.

Le fond de l'ocelle n'est pas délimité par une couche pigmentaire ou *tapis.*

Bien que les dimensions générales des ocelles croissent après chaque mue, nous avons limité notre étude quantitative à l'analyse des variations de la cuticule ocellaire. Les résultats sont consignés dans le tableau II ci-dessus. Nous y avons regroupé les valeurs des mâles et des femelles que rien ne distingue quant à la structure ocellaire.

— L'épaisseur maximum de la cornéule croît après chaque mue et principalement après la mue imaginale.

— Les divers processus en rapport avec l'exuviation (décollement de l'hypoderme, résorption de la cuticule, sécrétion de la nouvelle cuticule) sont rigoureusement synchrones de ceux affectant la cuticule oculaire. Les temps correspondant à ces états sont donc ceux indiqués dans le tableau I.

— Chez les adultes, la cuticule ocellaire atteint son épaisseur maximum 12 jours après la mue imaginale.

CHAPITRE III

ÉVOLUTION STRUCTURALE DES CORPS ALLATES ET DU SYSTÈME NEUROSÉCRÉTEUR DES ADULTES DE *LOCUSTA*

En déterminant la maturation sexuelle et l'activité génitale des adultes de *Locusta*, le système neurosécréteur et les corps allates peuvent également conditionner leur photosensibilité. Une connaissance approfondie de leur fonctionnement s'impose donc.

1° Matériel et méthodes.

a) Matériel biologique.

Seuls les sujets de phase grégaire ont été étudiés car leur maturation sexuelle est lente (30 jours contre 10 jours chez les Solitaires) et l'intervalle entre 2 pontes (5-6 jours) est plus long que chez les Solitaires (3 jours) ce qui permet de mieux saisir les modifications affectant les glandes endocrines et le système neurosécréteur lors du dépôt des oothèques.

Les mâles, marqués au moment de la mue imaginale, sont aisément repérables au milieu de leurs congénères. Tous les 2 jours, 4 individus sont sacrifiés.

Les femelles étudiées au cours de 4 cycles de ponte successifs sont marquées lors de la mue imaginale et après chacune des 3 premières pontes. Pour chaque

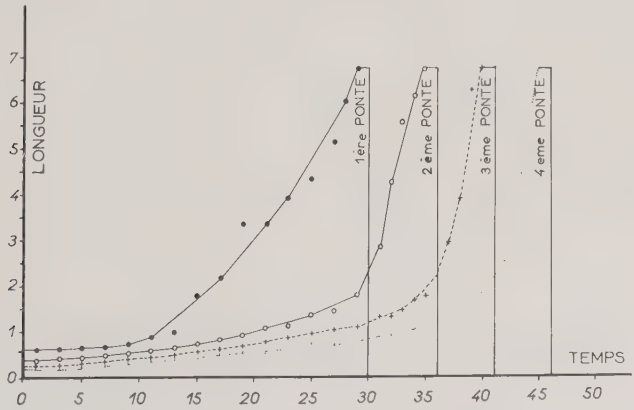


FIG. 22. — Croissance des ovocytes 1, 2, 3 et 4 après la mue imaginale. En abscisse : temps en jours; en ordonnée : longueur des ovocytes en mm.

femelle étudiée nous connaissons l'âge, le nombre des oothèques déposées et nous mesurons la longueur des ovocytes de rang 1, 2, 3 et 4 de 10 ovarioles. Cette précaution fournit un repère anatomique rigoureux et permet de préciser « l'âge physiologique » de la femelle. L'évolution chronologique des ovocytes est retracée dans la figure 22.

b) Méthodes.

Les individus choisis sont décapités et leurs têtes plongées dans le fixateur de Bouin. Le passage par la trompe à vide suit immédiatement, de manière à favoriser une pénétration et une action rapide du fixateur en chassant l'air contenu dans les sacs aériens et les trachées. Le liquide de Bouin, changé après cette opération, agit durant 4 jours.

Avant l'inclusion, nous fendons sagittalement la cuticule céphalique et nous prélevons l'ensemble constitué par le tube digestif, les ganglions cérébroïdes, le collier périœsophagien et les glandes endocrines rétrocérébrales.

Les coupes d'une épaisseur de 7,5 μ sont colorées, après oxydation permanganique, par la fuchsine-paraldéhyde (Gabe, 1953), l'hématoxyline de Groat et le picro-indigo-carmin. Cette technique permet de mettre en évidence les neurosécrétions.

2° Le système neurosécréteur.

Le système neurosécréteur des Insectes comporte les cellules sécrétrices de la pars intercerebralis et du tritocérébron et les corpora cardiaca. Pars intercerebralis et corpora cardiaca sont reliés par 2 paires de nerfs des Corpora cardiaca (N. C. C.) : N. C. C. I ou internes, N. C. C. II ou externes. Tritocérébron et corpora cardiaca sont unis par une paire de nerfs : N. C. C. III (Raabe, 1963).

a) Structure et morphologie.

Les cellules neurosécrétrices médianes de la pars intercerebralis sont, d'après leurs affinités tinctoriales, classées en 2 catégories (Nayar, 1955-1956; Formigoni, 1956; de Lerma, 1956; Kobayashi, 1957; Kopf, 1957; Johansson, 1958; Fraser, 1957; Highnam, 1961). Avec la fuchsine-paraldéhyde, les cellules « A » se colorent en pourpre alors que les cellules « B » se colorent en bleu-vert. Les cellules « A » ont un aspect variable avec les mues, la métamorphose, le développement ovarien et les pontes : Raabe, 1952-1956; Lhoste, 1953; Thomsen, 1952; Scharrer, 1952; Stutinsky, 1952; Arvy et Gabe, 1953-1955; Gabe et Arvy, 1954; Wigglesworth, 1954; Junqua, 1956; Noirot, 1957; Ozbas, 1957; Nayar, 1958; Highnam, 1958, 1963... Les cellules « B » ne présentent aucune modification en rapport avec l'activité génitale et le développement ovarien (Highnam, 1961).

La morphologie des corpora cardiaca des Orthoptères est parfaitement connue depuis les travaux de Cazal et Guerrier, 1946; Joly P., 1949; F. O. Albrecht, 1953; Ozbas, 1957; Highnam, 1961. Nous y dis-

cernons 5 types cellulaires parfaitement définis par Ozbas : cellules conjonctives, cellules indifférenciées, cellules sécrétrices normales, cellules nerveuses et trachées. La coloration par la fuchsine paraldéhyde permet de distinguer 2 parties dans les Corpora cardiaca de *Locusta :*

— La partie latéro-ventrale contient les neurosécrétions. Celles-ci sont tout particulièrement abondantes au point de pénétration des N. C. C. I. C'est la portion « réservoir » au sens de Scharrer (1951).

— La portion dorsale, glandulaire, ne contient jamais de neurosécrétion.

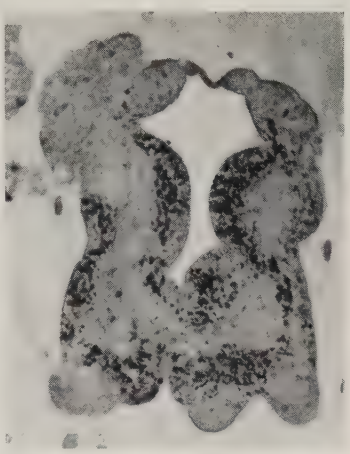


Fig. 23. — Coupe, au niveau des Corpora cardiaca, d'une femelle adulte âgée de 3 jours.

b) Evolution du système neurosécréteur au cours de la vie imaginale.

1° Les femelles. — Lors de la mue imaginale (ovocytes I de 0,6 mm de longueur), les neurosécrétions existent en quantité infime dans la pars intercerebralis, les nerfs cardiaques internes et les Corpora cardiaca (fig. 23 et 24).

— Durant les 15 à 20 premiers jours de la vie imaginale, le taux des neurosécrétions reste très faible, car elles sont libérées au fur et à

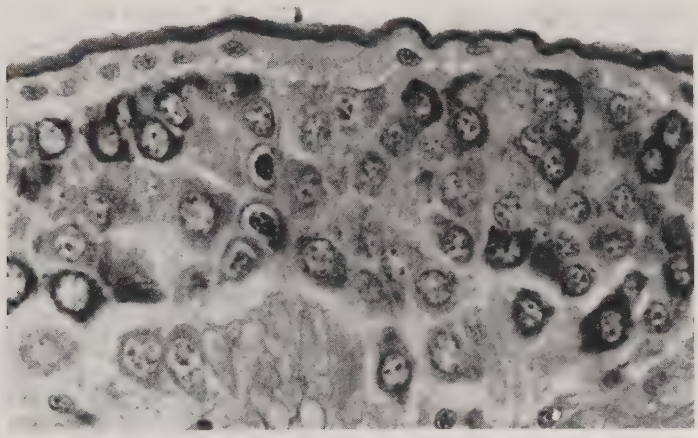
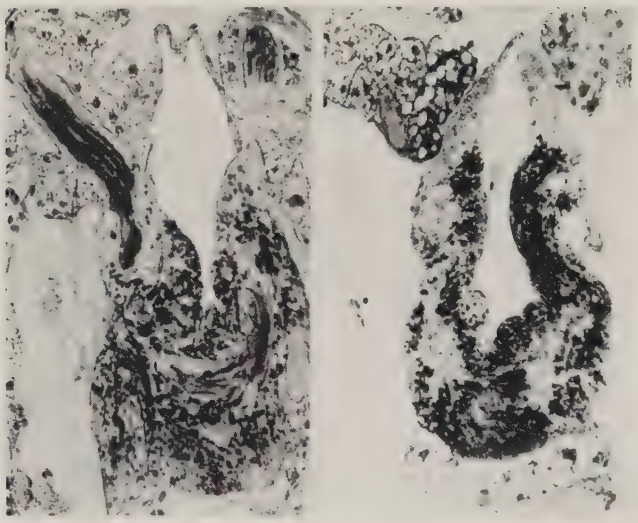


Fig. 24. — Coupe, au niveau de la pars intercerebralis, d'une femelle adulte âgée de 9 jours.

mesure de leur élaboration. Au 20e jour, les ovocytes terminaux ont 3,5 mm de longueur.

— Au-delà du 20e jour de la vie imaginale, les neurosécrétions



A *B*

Fig. 25. — Coupe, au niveau des corpora cardiaca, d'une femelle âgée de 33 jours *(A)* ou lors du dépôt de la première oothèque *(B)*.

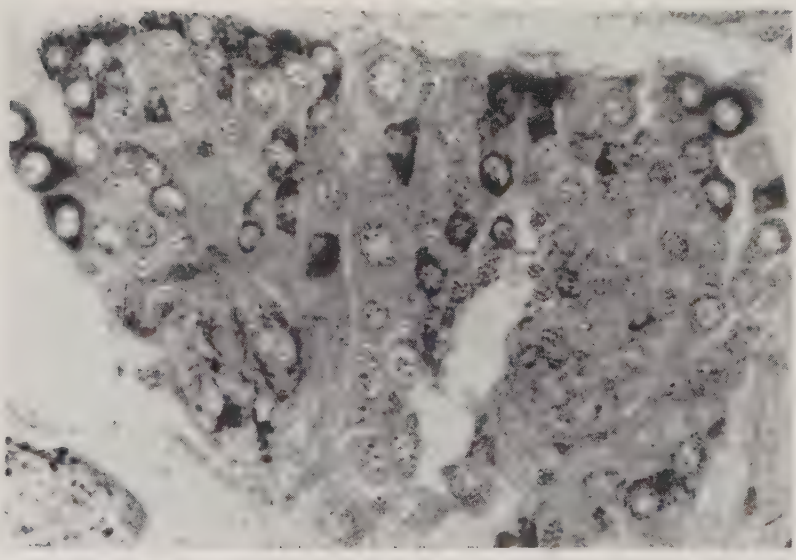


Fig. 26. — Etat de la pars intercerebralis 2 jours après la troisième ponte.

envahissent progressivement les cellules « A », les N. C. C. I et les espaces intercellulaires des Corpora cardiaca où elles constituent de grandes flaques confluentes. Cet enrichissement correspond à une accumulation des neurosécrétions (Highnam, 1961) et non à une activité

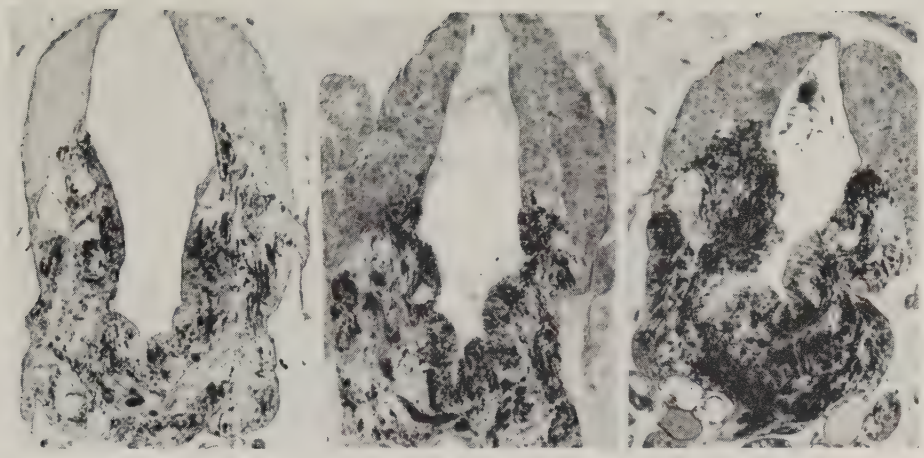


Fig. 27. — Etat des corpora cardiaca.
A : 2 jours après la première ponte; *B* : 4 jours après la 3e ponte;
C : 5 jours après la première ponte.

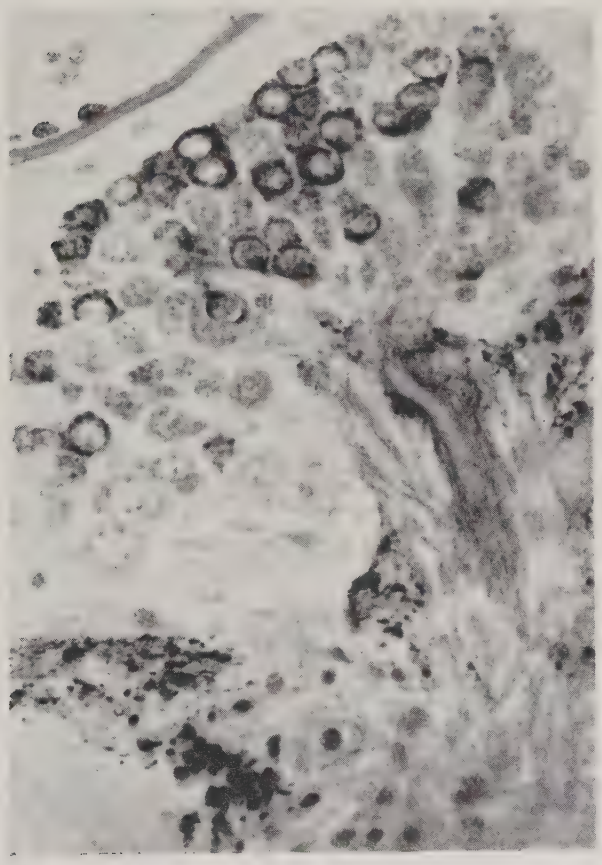


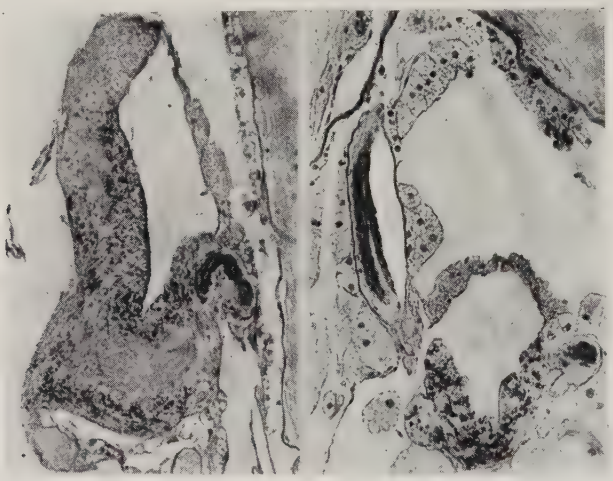
Fig. 28. — Etat de la pars intercerebralis 2 jours après la troisième ponte.

accrue du système neurosécréteur (Raabe, 1951, 1956; Gabe et Arvy, 1952; Herlant-Meewis et Pacquet, 1956; Formigoni, 1956). Cette accumulation est maximum lorsque les ovocytes I atteignent leur taille définitive et lorsqu'ils passent dans les oviductes (fig. 25 et 26).

— Le dépôt de la première oothèque provoque une libération massive des neurosécrétions.

— Après la première ponte, le système neurosécréteur des femelles est le siège de modifications cycliques rigoureusement synchrones du cycle ovarien. Au cours des 6 jours qui séparent 2 pontes successives nous observons (fig. 27 et 28) :

a) Une libération des neurosécrétions durant les 4 premiers jours. Le



A *B*

Fig. 29. — Coupe, au niveau des corpora cardiaca, d'un adulte mâle âgé de 1 jour *(A)* ou de 35 jours *(B)*.

système neurosécréteur faiblement colorable par la fuchsine paraldéhyde se retrouve, au début du cycle de développement, des 2e, 3e ou 4e génération d'ovocytes terminaux dans le même état histologique qu'au début du premier cycle. Au 4e jour, les ovocytes I ont une longueur voisine de 6 mm.

b) Une accumulation des neurosécrétions au cours du 5e et surtout du 6e jour. La libération du matériel neurosécrétoire cesse donc avant la fin de la vitellogénèse. La teneur est maximum lorsque les ovocytes terminaux ont achevé leur croissance.

Il existe donc chez Locusta *un parallélisme strict entre l'état de l'ovaire et celui du système neurosécréteur.*

2° *Les mâles* (fig. 29 et 30). — Lors de la métamorphose et durant les 15 premiers jours de la vie imaginale, les neurosécrétions n'existent qu'en quantité infime dans l'ensemble du système neurosécréteur. Une

légère accumulation se produit vers le 15e jour, alors que surviennent les premiers accouplements. Puis, le taux des neurosécrétions, qui n'atteint jamais une valeur comparable à celle observée chez les femelles, reste constant jusqu'à la mort des individus.

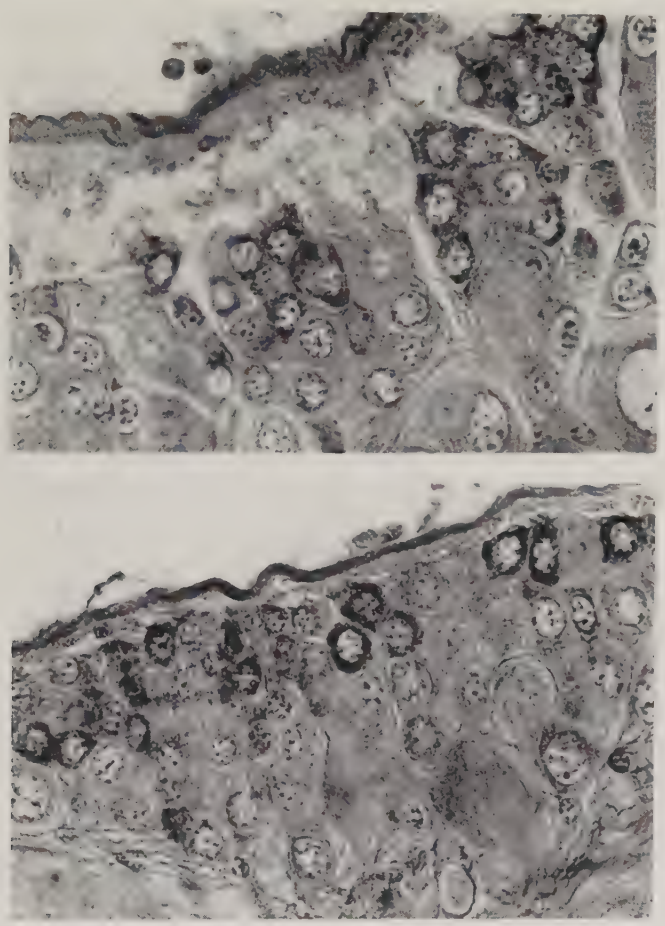


Fig. 30. — Coupe, au niveau de la pars intercerebralis, d'un adulte mâle âgé de 3 jours *(A)* ou 45 jours *(B)*.

3° Les corps allates (Corpora allata).

L'étude des corps allates a été fondée par Wigglesworth en 1934. Depuis lors, on attribue à ces glandes la sécrétion de l'hormone juvénile (hormone inhibitrice de la métamorphose) et de l'hormone gonadotrope qui, chez la femelle, contrôle la croissance des œufs au stade du dépôt du vitellus, alors que chez les mâles elle dirige l'activité des glandes annexes.

a) Morphologie et structure.

Cazal et Guerrier, 1946; Cazal, 1947-1948; Joly P., 1949; Albrecht, 1953; Ozbas, 1957; Quo Fu, 1958; Joly L., 1960, ont décrit les Corps allates de divers Acridiens dont le Criquet migrateur.

Les études de Mendes, 1948; Quo Fu, 1958; Joly L., 1960, ont établi avec une grande précision la structure des Corps allates du *Locusta*, tant chez les groupés que chez les isolés. Pour notre part, nous nous sommes limité à reconnaître les 6 catégories cellulaires décrites par ces auteurs : cellules conjonctives, cellules indifférenciées, cellules glandulaires normales, cellules glandulaires polyploïdes, cellules nerveuses et trachées. S'il n'existe jamais de cavité centrale bordée par un épithélium comme chez les Phasmes, on distingue fréquemment, dans les corps allates du Criquet migrateur, une lacune centrale résultant de la fusion de vacuoles intercellulaires. Les cellules glandulaires, souvent difficiles à séparer des cellules indifférenciées, ont, à la périphérie, une disposition palissadique.

L'aspect histologique des corps allates permet d'apprécier leur état physiologique. Lorsque ces glandes sont inactives, la densité nucléaire est élevée et le cytoplasme des cellules sécrétrices, bien que rare, est très homogène. Les diverses catégories cellulaires sont alors aisément discernables. Lorsque les corpora allata sont actifs, leur taille croît, le cytoplasme des cellules sécrétrices augmente et présente des digitations orientées vers la périphérie de la glande. La densité nucléaire s'abaisse. Des vacuoles intra puis extra-cellulaires apparaissent.

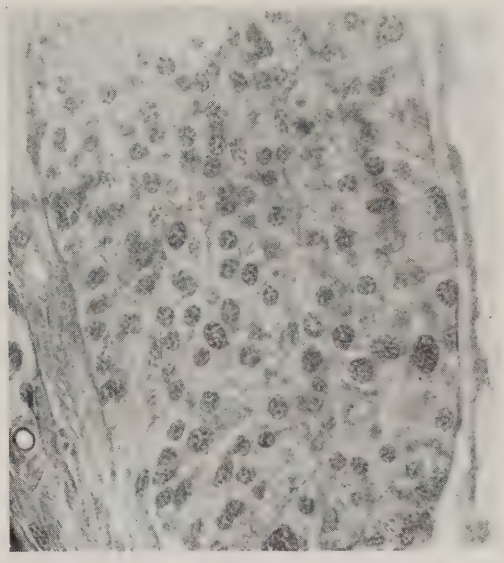
b) Evolution structurale des corps allates au cours de la vie imaginale (fig. 31 et 32).

Les corps allates des mâles et des femelles ne présentent aucun signe évident d'activité lors de la métamorphose et au cours des 10 à 15 premiers jours de la vie imaginale. La disposition palissadique périphérique est bien visible; le contour des cellules est régulier et les catégories cellulaires aisément discernables.

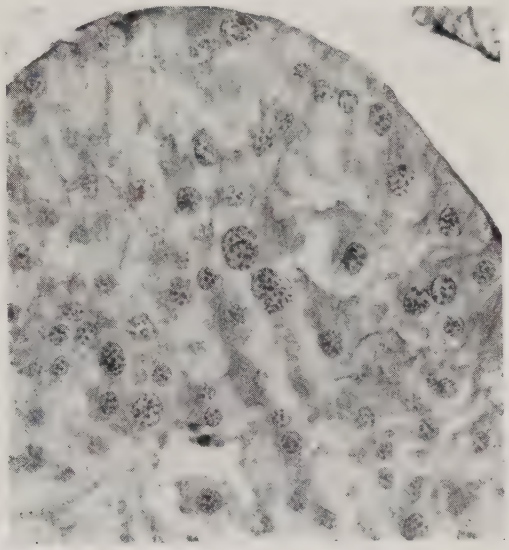
Les premiers symptômes d'activité se manifestent vers le 15e jour. Le cytoplasme des cellules glandulaires croît, d'où une diminution de la densité nucléaire. Ces cellules prennent un aspect étoilé. Un gonflement nucléaire accompagne ces modifications. A ce stade, la sécrétion oviductaire apparaît chez les femelles dont les ovocytes terminaux mesurent environ 0,75 mm de longueur.

Chez les individus des 2 sexes, l'activité maximum des corps allates se manifeste 25 jours après la métamorphose. Les symptômes précédemment décrits persistent et des vacuoles extra-cellulaires apparaissent au centre des corps allates.

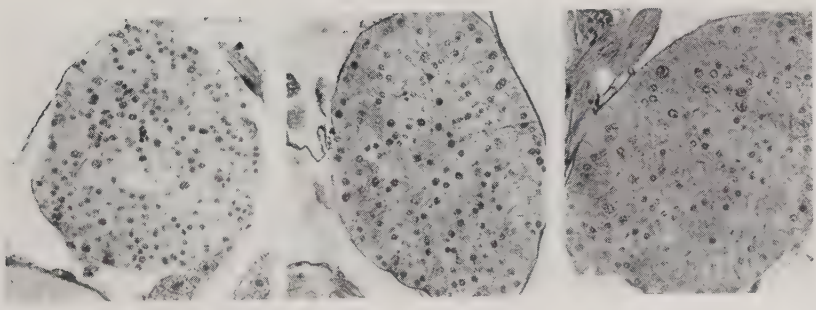
Chez les mâles, l'activité des corps allates se maintient à ce niveau



A



B



C D E

FIG. 31.

Evolution structurale des corps allates des adultes femelles de *Locusta*. *A* : 9 jours après la métamorphose; *B* : 1 jour après la première ponte; *C* : 25 jours après la mue imaginale, vacuolisation intercellulaire très marquée ; *D* : le jour de la 2e ponte; *E* : 3 jours après la troisième ponte.

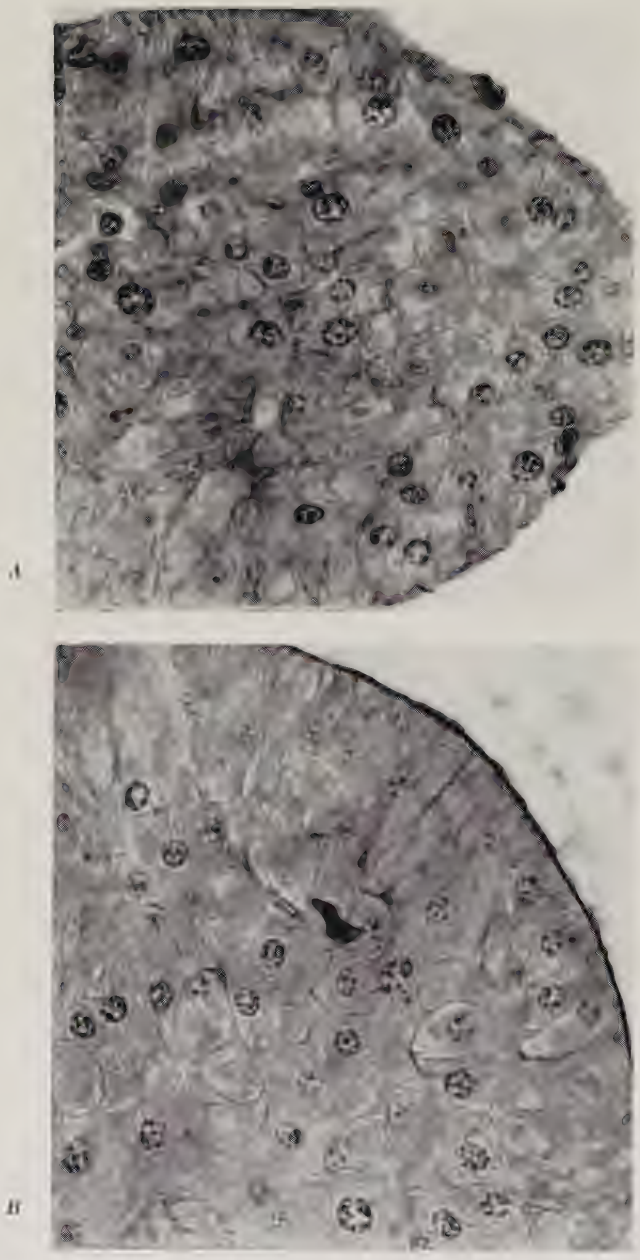


Fig. 32. — Structure des corps allates des adultes mâles, 25 jours *(A)* ou 50 jours *(B)* après la métamorphose.

jusqu'à la mort des sujets. Les copulations n'ont aucune répercussion sur le fonctionnement de ces glandes endocrines.

Au-delà du 25e jour, l'activité des corps allates des femelles s'atténue

progressivement. Les vacuoles intercellulaires s'amenuisent. Elles disparaissent totalement lors du dépôt de la première oothèque. La présence d'ovocytes mûrs inhibe le fonctionnement des corps allates.

Après la première ponte, les corps allates des femelles sont le siège de modifications cycliques synchrones du cycle ovarien. La durée de chaque cycle est de 6 jours. La reprise d'activité des corps allates se manifeste immédiatement après la ponte et persiste durant 4 à 5 jours. Elle s'atténue progressivement, mais sans cesser totalement au cours des 5e et 6e jours, c'est-à-dire avant la fin de la vitellogénèse (ovocytes terminaux de 6 mm de long).

Résumé.

Les procédés histologiques et histochimiques nous ont permis de préciser l'évolution du système neurosécréteur et des corps allates au cours de la vie imaginale des *Locusta* de la phase grégaire.

1° De la métamorphose au 15e jour de la vie imaginale des adultes des deux sexes, les corps allates sont inactifs et les neurosécrétions passent dans l'hémolymphe au fur et à mesure de leur élaboration.

2° Chez les adultes mâles âgés de 15 à 20 jours, corps allates et système neurosécréteur acquièrent un niveau d'activité qui demeure constant jusqu'à la mort des sujets.

3° Chez les femelles âgées de 15 à 20 jours, on observe une accumulation progressive des neurosécrétions et une activité croissante des corps allates coïncidant avec l'apparition de la sécrétion oviductaire. Du 25e jour au dépôt de la première oothèque, l'accumulation des neurosécrétions s'amplifie, mais l'activité des corps allates s'atténue. La présence d'ovocytes mûrs dans les ovarioles, puis dans les oviductes, inhibe la libération des neurosécrétions et le fonctionnement des corps allates. Ces manifestations cessent dès la première ponte.

4° Après cette première ponte, le système neurosécréteur et les corps allates des femelles sont le siège des modifications cycliques rigoureusement synchrones du cycle ovarien. La durée moyenne de chaque cycle est de 6 jours.

— Au cours des 4 premiers jours du cycle, les corps allates sont très actifs et le matériel neurosécrétoire est libéré.

— Au cours des 5e et 6e jours du cycle (c'est-à-dire dès que les ovocytes terminaux ont de 5,5 à 6 mm de longueur), les neurosécrétions sont stockées et l'activité des corps allates s'atténue progressivement.

DEUXIÈME PARTIE

LE PHOTOTROPISME DU CRIQUET MIGRATEUR

CHAPITRE IV

GÉNÉRALITÉS

1° Observations préliminaires.

Si dans la nature, les réactions phototropiques des Acridiens et du Criquet migrateur en particulier ne se manifestent jamais de manière très évidente, car généralement masquées ou inhibées par les réponses à d'autres stimuli, le phototropisme positif est un fait d'observation courante dans les laboratoires. Ainsi, placées dans une cage cylindrique de rhodoïde, les larves nouveau-nées de *Locusta* se groupent rapidement dans la zone située vers la fenêtre la plus proche, alors qu'à l'obscurité leur répartition est homogène. Ils tendent à conserver leur position initiale lorsqu'on imprime à la cage un très lent mouvement de rotation. Si la source lumineuse est constituée par une lampe à incandescence, le groupement est encore plus dense et dessine, au niveau de la lampe, un fer à cheval ouvert vers le haut, c'est-à-dire là où s'élève l'air chaud. *L'ampleur du « fer à cheval » est d'autant plus grande que la lampe est plus proche de la cage et que l'expérience est réalisée plus tard dans la journée.* De ces simples observations, il ressort que le Criquet migrateur est très nettement phototropique mais qu'à tout moment, et l'étude en présence d'une lampe à incandescence fournissant lumière et chaleur le prouve, réactions photiques et réactions thermiques se conjuguent ou interfèrent.

Par la seule observation, nous pouvons aller plus avant, si nous remplaçons les larves nouveau-nées par des larves de plus en plus âgées ou des adultes; cage et lampe à incandescence étant en position fixe. Les réactions restent du même ordre, le groupement des Criquets dessinant toujours un « fer à cheval ». *Cependant, les dimensions de celui-ci sont d'autant plus faibles que les animaux sont plus âgés.* Si les larves les plus jeunes tournent la tête vers la source lumineuse, *l'orientation des larves âgées et des adultes est désordonnée.* Ces deux derniers faits semblent indiquer une prépondérance croissante, avec l'âge, des réactions thermiques sur les réactions purement phototropiques.

Nous nous trouvons donc devant un comportement complexe qui, s'il est fonction des facteurs externes (lumière, température), dépend en grande partie de l'état physiologique des animaux, l'âge en particulier.

2° *Historique.*

La grande sensibilité des Orthoptères à l'égard des facteurs externes se traduit par une orientation (tropisme) ou par une orientation suivie d'une translation (tactisme ou taxie) vers la source stimulante. Ces réactions réflexes peuvent se modifier au cours de la vie des Insectes. Si le comportement phototropique du Criquet migrateur, et plus généralement des Acridiens, est extrêmement facile à mettre en évidence et se manifeste dès l'éclosion, les observations quantitatives sont jusqu'à ce jour peu abondantes. Ceci semble paradoxal, car l'étude des réactions phototropiques et thermotropiques est à même de fournir une interprétation du comportement journalier de ces animaux. Cependant, les données que nous possédons forment un ensemble cohérent que l'on peut, en utilisant la terminologie de Fraenkel et Gunn (1940), résumer comme suit :

a) Les Acridiens sont attirés par la lumière.

Bien que la nuit les Criquets se concentrent autour des sources lumineuses, nous disposons de peu de renseignements car la chasse à la lanterne n'est pas pratiquée de manière sytématique. Rochwood (1925) fait remarquer que les captures d'Acridiens sont abondantes lorsque la température nocturne est élevée et que la grande majorité des Orthoptères venant à la lumière sont de petites espèces, car elles volent mieux que les grandes. *Schistocerca gregaria* Forsk. (Fraenkel, 1931; Kennedy, 1939; Chauvin, 1940; Rainey et Ashall, 1953); *Locusta migratoria migratorioides* R. et F. (Hussein, 1937; Chapman, 1954; Cornwell, 1955; Cassier, 1960); *Nomadacris septemfasciata* Serv. (Pielou, 1948); *Anacridium (Orthocanthacris) ægyptia* (Grassé, 1922); *Zonocerus variegatus* (Vuillaume, 1954); *Æolopus strepens, Stauroderus bicolor* (Grassé, 1923) sont attirés par la lumière. Uvarov (1929) cite divers autres Acrididæ.

b) La lumière exerce sur l'activité des Criquets une action photocinétique positive.

Cet accroissement de l'activité sous l'effet de la lumière a été maintes fois signalé chez les espèces précédemment citées : Grassé, 1922-1923; Sviridenko, 1924; Fraenkel, 1929-1931; Everly, 1929; Karandikar, 1933; Rubtzov, 1935; Key 1936; Hussein, 1937; Kennedy, 1939; Pielou, 1948; Cloudsley-Thompson, 1953; Vuillaume,

1954; Chapman, 1954. Outre cet accroissement de l'activité générale, Chapman note chez *Locusta migratoria* une augmentation de la vitesse de progression avec l'intensité lumineuse. Mais, chez ce même Acridien, nous constatons (Cassier, 1960) que la vitese réelle est indépendante de ce facteur, ce que révèle également Chauvin (1940) chez *Schistocerca gregaria*.

Selon les acridologistes de terrain, la photocinèse positive se manifeste au lever du soleil, ce qui correspond à un accroissement de la luminosité ambiante et explique la reprise d'activité et l'ascension des Criquets le long des herbes leur servant de perchoirs (Kennedy, 1939; de Lepiney, 1930; Kiritchenko, 1926; Chapman, 1954, Ellis et Ashall, 1957; etc.).

c) Les réactions phototropiques des Acridiens ne sont nettes que pour des intensités lumineuses faibles ou moyennes et en lumière plus ou moins unidirectionnelle (Kennedy, 1939).

Les larves du 5e stade du Criquet migrateur se rassemblent sur une feuille blanche si le ciel est nuageux, mais elles évitent le blanc si le jour est très clair, ce qui indique un changement de leur photopréférendum aux fortes intensités lumineuses et non une inversion du sens du tropisme (Sviridenko, 1924). Les inversions phototropiques qui ont été observées dans la nature sont toutes contestables. Si les Criquets gagnent les zones ombragées lorsque le soleil est au zénith, ce comportement a pour cause plus une température corporelle et ambiante excessives qu'un éclairement trop intense. Effectivement, au laboratoire, quels que soient les éclairements utilisés, l'inversion phototropique n'a jamais été observée (Grassé, 1922-1923; Rubtzov, 1935; Kennedy, 1939; etc.).

Cependant, si les fortes intensités lumineuses ne provoquent pas d'inversion phototropique, elles altèrent l'orientation et ralentissent très nettement l'activité des Criquets (Rainey et Ashall, 1953; Cassier, 1960). Volkonsky (1937), chez *Locusta migratoria, Schistocerca gregaria* et *Anacridium moestum melanorhodon*, observe dans ces conditions un état de *photo-akinèse* qui résulte d'une perception lumineuse au niveau des yeux composés. Les adultes du Criquet migrateur placés sur un manège ont un vol prolongé et régulier à l'obscurité, mais tendent à s'immobiliser lorsqu'on allume une lampe. L'immobilisation est d'autant plus rapide que l'intensité lumineuse est plus forte (Richard, 1958).

d) L'orientation des Acridiens, par rapport aux rayons lumineux, est du type photo-télotactique.

Soumis à l'action de deux faisceaux lumineux, un Criquet ne se dirige pas selon la bissectrice de l'angle formé par ceux-ci (phototropotaxie), mais directement vers l'une des deux sources lumineuses (phototélotaxie). Après vernissage unilatéral des yeux composés, les mouvements de manège apparaisent lorsque l'animal est placé en lumière diffuse (Chapman, 1954), mais n'ont jamais été observés en lumière unidirectionnelle (Grassé, 1922; Rabaud, 1921; Cassier, 1960). De par son mode d'orientation, le Criquet représente donc une forme de passage entre la tropotaxie et la télotaxie.

e) Le maximum d'efficacité des radiations monochromatiques se situe vers le bleu.

Le maximum d'efficacité des radiations monochromatiques bien que variable selon les espèces et les conditions expérimentales (les auteurs n'ayant pas toujours pris la précaution d'égaliser les intensités des diverses radiations), se situe vers le bleu : Chauvin (1941; *Tettigonides*), Cassier (1960; *Locusta*), ou vers le jaune et

jaune-vert : Chauvin (1941; *Gryllus* et *Schistocerca*), Vuillaume (1954; *Zonocerus*).

A la différence des Abeilles, les Acridiens sont sensibles aux radiations rouges : Chauvin (1940), Vuillaume (1954), Chapman (1954), Cassier (1960). Comme elles, ils sont fortement attirés par les radiations ultra-violettes (Chauvin, 1941).

f) Nettes aux basses températures, les réactions phototropiques s'atténuent et peuvent même disparaître aux températures élevées.

Anacridium ægyptium est plus sensible à la lumière à 12° C qu'à 25° C (Grassé, 1922). *Schistocerca gregaria* photo-positif à 20° C est indifférent à la lumière à 30° C-35° C (Fraenkel, 1929-1931). *Locusta migratoria* devient indifférent à la lumière, mais hyperexcitable à 35°-40° C puis tombe dans un véritable état de torpeur (Chapman, 1954; Cassier, 1960). Les travaux de Hussein (1937) confirment ces diverses données. Selon J. S. Kennedy (1939), la température aurait une action inhibitrice d'efficacité croisante entre 20 et 40° C. Cet auteur parle même d'une *thermo-akinèse*. Pour Fraenkel et Volkonsky, stimulations photiques et thermiques se trouvant naturellement associées dans les radiations solaires, la diminution de l'attractivité photique aux fortes températures contribue à la régulation de la température corporelle. Effectivement, l'état de *photo-akinèse* est d'autant plus rapidement atteint que, pour une intensité lumineuse donnée, la température ambiante est plus élevée et, fait tout aussi important, que l'animal est plus jeune. Cette augmentation de la température d'élection, ou thermopréférendum, au cours du développement a également été signalée par Bodenheimer (1929).

Les réactions phototropiques disparaissent également aux très basses températures, vers 10° C chez le Criquet pèlerin (Chauvin, 1940), vers 15° C chez le Criquet migrateur (Chapman, 1954). Dans la nature, le phototropisme est habituellement inhibé par la baisse nocturne de la température (Rockood, 1925).

g) L'intensité des réactions phototropiques et l'activité des Acridiens dépendent de leur état physiologique : nutrition, mues, âge, rythme nycthéméral, sexe et état génital.

L'état de réplétion du tube digestif diminue l'activité et la photopositivité des Acridiens (Key, 1936; Ellis, 1951; Chapman, 1954; Aziz, 1957). Cet effet persiste durant 3 heures après le dernier repas chez le Criquet migrateur du 5e stade maintenu à la lumière, et plus de 3 heures s'il est à l'obscurité. Le jeûne n'a qu'un rôle restreint et son influence dépressive sur la photopositivité et l'activité ne se manifeste que 36 à 48 heures après la dernière prise de nourriture (Edney, 1937).

Chez *Locusta migratoria migratorioides*, activité et intensité des réactions tropistiques sont maxima au milieu des intermues : Edney, 1937; Chapman, 1954; Cassier, 1960.

L'activité globale des larves de *Schistocerca* et de *Locusta* croît au cours de leur développement (Edney, 1937; Aziz, 1957). Celle des adultes de *Locusta* diminue progressivement 7 jours après la mue imaginale (Edney, 1937).

Anacridium ægyptium (Grassé, 1922), *Locusta migratoria* (Edney, 1937) ne présenteraient aucune variation liée au sexe ou à l'état général de leur comportement phototropique.

Le rythme nycthéméral n'affecte pas la photopositivité des Acridiens (Bodenheimer, 1929; Edney, 1937; Ellis, 1951; Cloudsley-Thompson, 1953; Chapman, 1954), à la différence de ce qui a été observé chez d'autres animaux : Rimet (1960; *Daphnie*), Grison (1943; Doryphore), Mellamby (1940; Blatte), Pielou (1948; *Eurynebria complanata*).

La photopositivité des Acridiens semble indépendante de l'hygrométrie ambiante : Miller, Key, Chapman.

h) La durée ou période de latence au terme de laquelle le comportement phototropique se déclenche est extrêmement variable.

Mais elle n'a, jusqu'à ce jour, donné lieu à aucune recherche systématique. Selon Chauvin, cette période de latence dépend de l'intensité lumineuse et du rapport existant entre lumière transmise et lumière réfléchie. Effectivement, Grassé constate que les réactions des Acridiens sont extrêmement paresseuses si ces Insectes sont placés dans une cage de départ noircie ou si les expériences se font dans une galerie peinte en noir. Par contre, leur départ est très rapide si les expériences ont lieu dans une galerie peinte en blanc. La photopositivité est accrue si, conjointement à l'excitation lumineuse, l'Insecte subit une stimulation mécanique: Chauvin (1940), Cassier (1960). Il en est de même si plusieurs Criquets sont placés dans le même faisceau lumineux. Le départ d'un animal entraîne celui des autres au point que Grassé (1922-1923) a pu parler d'un véritable « panurgisme » affectant le groupe expérimental. Dans ce dernier cas, l'excitation surajoutée serait de nature optomotrice. Ce fait a pu maintes fois être vérifié depuis lors (Chauvin, 1940; Chapman, 1954; Cassier, 1960; Ellis, 1953, 1959, 1962), ce qui est normal compte tenu de l'extrême sensibilité des Acridiens à « *l'effet de groupe* » et à la présence des congénères.

i) Le phototropisme positif ne joue qu'un rôle secondaire dans la vie des Acridiens.

Les excitations géotropiques (Grassé, 1923; Vuillaume, 1954), thermotropiques (Cassier, 1960), chimiotropiques ou les interactions sociales inhibent le phototropisme. On conçoit dès lors les difficultés énormes que doivent surmonter les expérimentateurs désireux, au laboratoire, d'analyser le phototropisme de ces Arthropodes.

Au terme de cette revue remarquons que, malgré l'apport considérable des anciens auteurs, l'étude du phototropisme des Acridiens, et du Criquet migrateur en particulier, n'est qu'amorcée. Nous ignorons tout de l'évolution de la photopositivité des Criquets au cours de leur ontogénèse, chaque expérimentateur n'ayant observé que le comportement phototropique d'individus d'âge défini et généralement dans des conditions physiques constantes. Aucune attention particulière ne s'est portée sur l'analyse et l'interprétation de la variabilité du comportement phototropique en rapport avec les *facteurs internes :* état physiologique, âge, état de nutrition, sexe, état génital, balance hormonale, phases (grégaires et solitaires), degré d'évolution et d'adaptation des photorécepteurs. Nos connaissances du rôle particulier des yeux et des ocelles dans l'attraction et l'orientation phototropiques sont également fragmentaires. Enfin, il serait nécessaire d'évaluer l'importance et la signification des réactions phototropiques dans la vie des Criquets.

Ces diverses considérations ont guidé nos recherches et constituent l'essentiel de l'exposé qui va suivre.

3° *Méthodes expérimentales.*

a) Dispositif.

Les expériences sont effectuées dans une chambre noire, aux températures suivantes : 35° C, 28° C, 22° C et 18° C. L'hygrométrie, toujours faible, est restée dans les limites de 20 à 40 % d'humidité relative.

La source lumineuse est constituée par une lampe à incandescence Mazda de 1 000 watts, sphérique, à calotte postérieure argentée, enfermée dans un coffre métallique comportant une ouverture de 22 cm de diamètre. Le faisceau lumineux traverse un tunnel noirci intérieurement, contenant quatre diaphragmes coaxiaux de diamètre décroissant qui éliminent les rayons marginaux. Nous avons adopté ce dispositif faute d'obtenir dans des délais suffisamment rapides une lentille convergente, de grand diamètre, rigoureusement achromatique. Nous disposons en définitive d'un faisceau cylindrique de lumière blanche de 13 cm de diamètre. Ce type de faisceau ne crée pas de gradient lumineux. Près du dernier diaphragme, une cuve à faces parallèles, parcourue par un courant d'eau froide ou dont l'eau est fréquemment renouvelée, élimine les rayons caloriques. Nous vérifions néanmoins la température aux deux extrémités de la table pendant toute la durée de l'épreuve, de façon à être certain qu'il n'existe pas de gradient thermique et que la température ne varie pas pendant le travail. La lampe est alimentée en courant continu et stabilisé, bien que nous ayons montré (Cassier, 1960) que le comportement est identique, que l'alimentation de la lampe se fasse en courant continu ou en courant alternatif 50 périodes.

La table d'expérience, de 200 cm de long et 75 cm de large, horizontale, est recouverte d'un drap noir qui arrive à 10 cm du sol. Elle coupe le faisceau lumineux selon son diamètre. Nous obtenons de la sorte une plage lumineuse polygonale de « lumière horizontale » à rayons rasants.

Sous cette table, et selon son plan de symétrie, sont disposés deux radiateurs électriques identiques de 1 500 watts et d'un mètre de long. Ces radiateurs ne créent aucun gradient thermique au niveau de la table d'expérience et sont, de plus, les seules sources de chaleur de la chambre noire. La température ambiante amenée au niveau désiré reste constante et uniforme pendant toute la durée des épreuves.

Les variations de l'éclairement sont obtenues en interposant sur le trajet du faisceau lumineux, après la cuve à faces parallèles, des écrans gris neutres Wratten-Kodak étalonnés. Nous vérifions néanmoins, à chaque expérience, la valeur des éclairements à l'aide d'un luxmètre Chauvin et Arnould (type GC. 525). Neuf éclairements ont ainsi été obtenus :

Eclairements (en lux E)	Logarithmes Log E	Valeurs approchées
1	0	0
5	0,69897	0,70
8	0,90309	0,90
20	1,30103	1,30
35	1,54407	1,54
50	1,69897	1,70
185	2,26717	2,27
540	2,73239	2,73
2 000	3,30103	3,30

Les Criquets matérialisent leurs traces sur une bande de papier glacé, enfumé, de 1,50 m de long et 30 centimètres de large, maintenue parfaitement plane à l'aide de deux baguettes de bois fixées sur ses côtés. Ce substrat noir élimine toute réflexion parasite. La longueur de la piste, inscrite par l'extrémité postérieure de l'abdomen des insectes, est mesurée à l'aide d'un curvimètre après fixation du noir de fumée par une solution alcoolique de gomme laque blonde (65 g par litre).

Pendant les expériences, le visage, les mains et les vêtements de l'opérateur sont cachés sous une cagoule noire qui élimine les perturbations produites par la réflexion de la lumière sur les surfaces claires (peau et vêtements) ou par l'haleine.

Les Criquets normaux ou opérés sont placés, 4 heures avant l'expérience, dans la chambre noire, par groupes de 25, ou en tube selon qu'il s'agit d'animaux élevés groupés ou isolés. Durant ce temps, les photorécepteurs s'adaptent à l'obscurité, les températures corporelle et ambiante s'équilibrent et l'effet dépressif dû à la dernière prise de nourriture s'estompe. La dissection montre en effet qu'au moment des expériences le tube digestif des Criquets, quel que soit leur âge, est vide. Lors de chaque épreuve, l'animal est placé délicatement, sans ébranlement mécanique excessif, face à la source lumineuse distante de 1,50 mètre, en le faisant glisser de son tube ou en le prenant à l'aide d'une carte de papier noir au milieu de ses comparses. Un même animal n'est utilisé qu'une seule fois et l'expérience ne porte que sur un animal à la fois.

Afin de supprimer les effets du rythme nycthéméral, les tests sont toujours réalisés au même moment de la journée (entre 13 h 30 et 18 h 30).

Chaque expérience est répétée sur un minimum de 25 animaux.

b) Caractéristiques ou « paramètres » du comportement phototropique.

Pour chaque catégorie d'expériences, la moyenne arithmétique des mesures nous permet d'évaluer :

1° *La période de latence :* temps écoulé entre le dépôt du sujet sur la table d'expérience et son départ vers la source lumineuse.

2° *Le temps de marche* réel t nécessaire pour effectuer le trajet.

3° *Le rapport de rectitude* $R = L/l =$ Longueur L de la piste tracée par l'animal sur la distance l en ligne droite, séparant le point de départ de la source lumineuse. Ce rapport est d'autant plus élevé que la piste est plus sinueuse. On peut également le définir par le rapport $R = L/l = Vr/Va$.

4° *La vitesse réelle* $Vr = L/t$ en centimètres par seconde.

5° *La vitesse apparente* $Va = l/t$ en centimètres par seconde. Elle est d'autant plus élevée que la piste est plus rectiligne.

6° *L'angle de polarisation* = angle que font la piste de l'animal dans ses 20 premiers centimètres et la direction des rayons lumineux. Nous évaluons l'angle de polarisation dans les 20 premiers centimètres de la piste car, au-delà de cette distance, des éléments irréductibles (baguettes maintenant la bande de papier enfumé, limites de la plage lumineuse) peuvent modifier l'orientation des Criquets.

Nous notons également la position que prend l'animal par rapport aux rayons lumineux après son dépôt sur la table d'expérience.

c) Description des réactions successives déclenchées par la lumière.

Placée dans le faisceau lumineux, une Locuste, quel que soit son âge, exécute une série d'actes se succédant dans un ordre constant :

1° Elle s'immobilise après s'être orientée parallèlement ou perpendiculairement aux rayons lumineux. L'abdomen et le thorax reposent sur le support; les antennes en érection sont immobiles; les pattes postérieures sont généralement repliées et abaissées.

2° Après un temps variable correspondant à la période de latence l'Insecte se dresse sur ses pattes et seule l'extrémité de l'abdomen appuie sur le papier enfumé. La partie antérieure du corps effectue quelques oscillations latérales en même temps que les antennes s'agitent frénétiquement, puis pointent vers le sol.

3° Cette agitation marque la fin de la période de latence. Elle est suivie du départ du Criquet vers la source lumineuse. La marche peut ou non être entrecoupée d'arrêts.

En conditions physiques constantes, la variabilité individuelle est exceptionnellement supérieure à 10 % de la valeur moyenne.

CHAPITRE V

ACTION DES FACTEURS INTERNES SUR LES CARACTÉRISTIQUES DU PHOTOTROPISME

I. — VARIATIONS AU COURS DU DÉVELOPPEMENT DE LOCUSTA

Au cours de cette étude réalisée sur des sujets placés dans des conditions extérieures constantes (température ambiante 28° C, éclairement lumineux 50 lux), nous considérons quatre périodes successives dans la vie imaginale du Criquet migrateur. Elles correspondent à de grandes étapes physiologiques. C'est ainsi que, chez les Criquets « groupés » et à partir de la mue imaginale, nous distinguons :

Une période I. Elle dure de 10 à 12 jours, durant lesquels la cuticule s'épaissit, durcit et se pigmente. Vigueur musculaire et puissance alaire sont faibles. Sur le terrain les Criquets de cette catégorie volent peu et n'émigrent pas.

Une période II. Cette période s'étend du 12e au 30e jour de la vie imaginale. Elle correspond à *la période de migration* et, physiologiquement, au développement des gonades et à *la maturation sexuelle.*

Une période III. Elle va du 30e au 90e jour de la vie imaginale. C'est *la période de reproduction* et d'*activité sexuelle.* Sur le terrain se produit alors un arrêt presque total des migrations (Uvarov, 1928; Kennedy, 1951). Nous subdivisons cette période en quatre parties (IIIa, IIIb, IIIc, IIId) de durées sensiblement égales.

Une période IV, allant du 90e jour à la mort des adultes. L'activité reproductrice cesse et, dans les conditions naturelles, ces vieux adultes reprennent leurs migrations (Kennedy, 1951).

Chez les Locustes « isolées » l'activité reproductrice se manifeste dès le 10e jour de la vie imaginale, de sorte que les périodes I et II définies précédemment se juxtaposent. Nous ne distinguons donc chez les *Solitaires* que la période (I-II), la période III (IIIa, IIIb, IIIc, IIId) et la période IV.

1° Variations de la période de latence.

(Tableaux XIII, XIV, XV et XVI; p. 341 à 347.)

Cette grandeur nous permet d'apprécier la réactivité des Criquets à l'égard de la lumière. Elle est d'autant plus faible que leur photosensibilité est plus élevée. Dans l'exposé qui va suivre nous nous efforcerons d'établir un parallèle entre les variations de cette caractéristique du phototropisme et les modifications des corps allates.

a) Criquets grégaires et solitaires.

1° Indépendamment du sexe et des perturbations liées à la proximité des mues, la période de latence augmente durant le développement larvaire et les trois premières périodes de la vie imaginale (I, II, III), ce qui indique un affaiblissement de la photosensibilité des Cri-

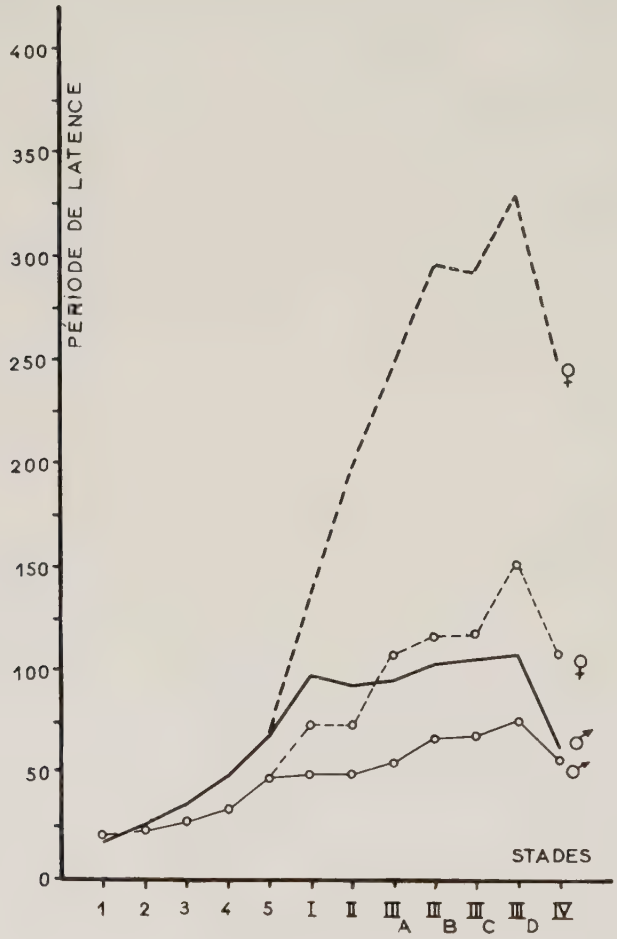


Fig. 33. — Variations de la période de latence (en ordonnées), caractéristique de chaque stade larvaire et des principales périodes de la vie imaginale (en abscisse).
—— : ♂ grégaires; —o—o—: ♂ solitaires; ---: ♀ grégaires; --o--o-: ♀ solitaires.

quets. C'est le phénomène inverse qui se produit durant la période IV, c'est-à-dire lors de l'arrêt de l'activité génitale et de la reprise des migrations (fig. 33).

2° La période de latence est très courte immédiatement après l'éclosion (fig. 34), qui correspond, selon Bryn-Jones (1953-1956), Kahn et Fraser (1962), à une phase de grande activité des glandes endocrines.

3° La période de latence est minimum au milieu des intermues. Elle augmente durant la seconde moitié du stade. Si cet accroissement cesse immédiatement après l'exuviation chez les Criquets solitaires, il se poursuit 24 heures après celle-ci chez les Criquets grégaires. Puis la période de latence diminue durant la seconde moitié du stade suivant (fig. 34). Ces variations de la période de latence, en rapport avec les processus d'exuviation, ne sont pas sans évoquer le fonctionnement

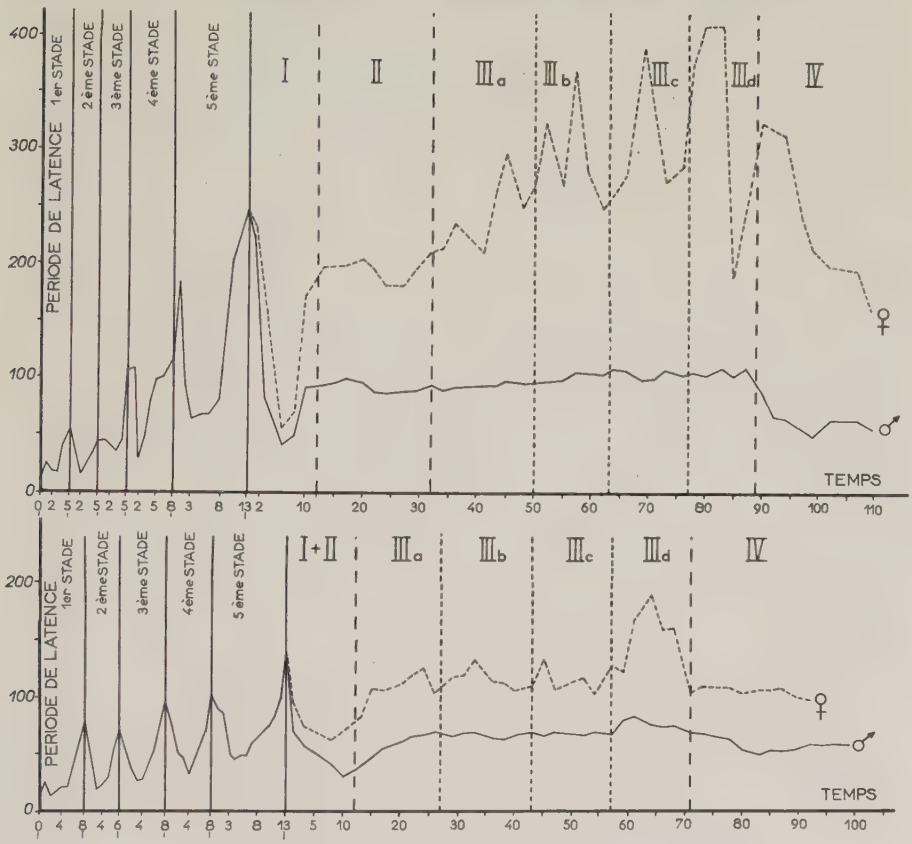


Fig. 34. — Variations de la période de latence au cours du développement larvaire et de la vie imaginale. En abscisse : temps en heures et en jours; en ordonnée : période de latence en secondes.
En haut : Grégaires; en bas : Solitaires.

discontinu des corps allates. Ozbäs (1957) et L. Joly (1960) ont mis en évidence, chez *Locusta migratoria,* des variations cycliques synchrones des mues, de l'aspect histologique et de la physiologie des corps allates. De plus, selon L. Joly : « *les corps allates des animaux isolés (type solitaria) resteraient actifs, lors des mues larvaires, pendant une période assez longue couvrant la fin d'un stade et la première moitié du suivant* ». Alors que : « *chez les insectes vivants en groupe (phase gregaria) l'activité des corps allates débuterait non avant chaque mue*

larvaire mais seulement après ». Il en résulte que les grégaires, contrairement aux solitaires, n'ont pas de corps allates actifs lors de l'exuviation. Nous observons donc un parallélisme strict entre les variations du comportement phototropique des Locustes et l'activité de leurs glandes endocrines.

4° La réactivité phototropique est indépendante du sexe durant la vie larvaire. Chez les adultes, et dès la mue imaginale, les femelles se montrent moins réactives que les mâles : leur période de latence est plus élevée. Cette différence s'accuse au cours du vieillissement (fig. 33).

5° La réactivité phototropique des adultes est fonction de leur état physiologique (fig. 34). Considérons les Criquets de la phase grégaire. Au cours de la période I, on note tout d'abord une diminution de la période de latence qui prend une valeur minimum 6 jours après la mue imaginale. Puis elle augmente du 6e au 12e jour, date à laquelle la cuticule atteint son épaisseur maximum. Durant la période I, les corps allates sont inactifs. Si au cours des 8 premiers jours de la période II le temps de latence est constant, il diminue ensuite alors que se produit, sous le contrôle des corps allates redevenus actifs (cf. première partie), la maturation des gonades. La distinction de ces deux phases est plus difficile chez les Locustes « solitaires », car les périodes I et II se superposent. On constate simplement une diminution de la période de latence durant les 6 à 8 premiers jours de la vie imaginale, puis une augmentation régulière jusqu'à la fin de la période (I + II).

L'activité sexuelle (période III) n'influence pas la photopositivité des mâles mais agit profondément sur celle des femelles dont la période de latence varie de façon très irrégulière. Parallèlement à ces faits, nous avons remarqué chez *Locusta*, ainsi que cela existe chez *Carausuis, Clitumnus* (Dupont-Raabe, 1951-1952), *Bombyx mori* (Arvy, Bounhiol, Gabe, 1953), *Calotermes flavicollis* (Noirot, 1957), *Iphita limbata* (Nayar, 1958), *Leucophæa maderæ* (B. Scharrer, 1956-1958; Engelman, 1957; M. von Harnach, 1958), *Schistocerca gregaria* (Highnam, 1962), une grande variabilité structurale des corps allates et des formations neurosécrétrices des femelles mûres. Cette variabilité n'existe pas chez les mâles mûrs dont l'activité sexuelle est continue.

b) Les locustes de la phase solitaire.

Elles sont, quel que soit leur âge ou leur sexe, plus sensibles à l'action de la lumière que celles de la phase grégaire. Leur période de latence est toujours inférieure à celle des groupés (fig. 34). *Les seules différences existant entre Grégaires et Solitaires sont quantitatives.* Le seuil de photosensibilité des Solitaires est plus faible que celui des Grégaires.

Puisque, d'une part, les larves ont une photosensibilité supérieure à celle des adultes et que, d'autre part, les isolés sont plus réactifs que les groupés, il en résulte que les Criquets de la phase « solitaria » sont

plus *juvéniles* que ceux de la phase « gregaria » (Kennedy, 1956). Ce caractère « juvénile » des Solitaires ne peut être attribué qu'à une plus grande activité de leurs corps allates (J. Joly, 1949, 1962; L. Joly, 1960; Nickerson, 1954).

2° *Variations du rapport de rectitude.*
(Tableaux XIII, XIV, XV et XVI; p. 341 à 347.)

Le rapport de rectitude nous renseigne sur la forme des pistes tracées par les Criquets se dirigeant vers la source lumineuse. Il est, de par sa définition, d'autant plus élevé que ces pistes sont plus sinueuses. Il existe, ainsi que nous le verrons ci-dessous, des relations strictes entre les variations de cette grandeur et l'évolution des ommatidies.

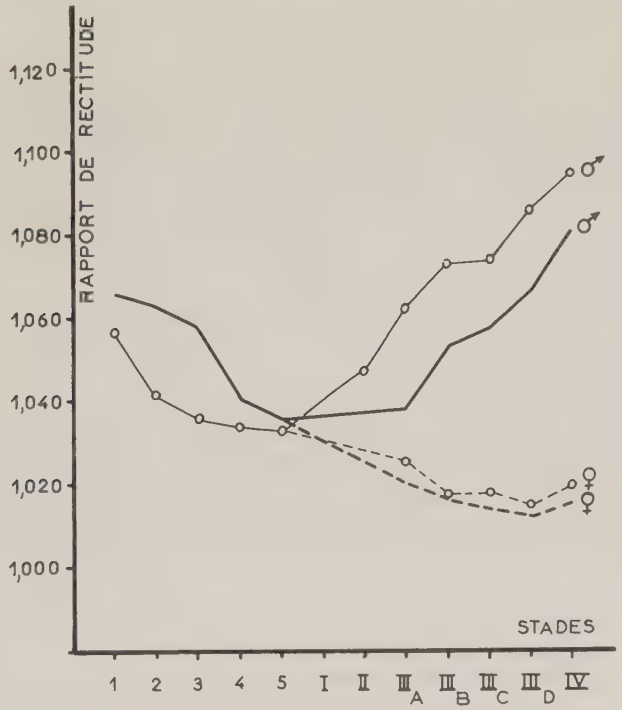


Fig. 35. — Variations du rapport de rectitude (en ordonnée), caractéristique de chaque stade larvaire et des principales périodes de la vie imaginale (en abscisse).
—— : ♂ grégaires; —o—o—: ♂ solitaires; ---: ♀ grégaires; --o--o-: ♀ solitaires.

a) Criquets grégaires et solitaires.

1° Abstraction faite des modifications liées à la proximité des mues, le rapport de rectitude diminue durant la vie larvaire des individus des deux sexes et les 15 premiers jours de la vie imaginale des adultes mâles (fig. 35). Or, c'est au cours de ce laps de temps que s'accomplit

la croissance de l'œil et la maturation des ommatidies. *La précision de l'orientation phototropique est donc d'autant plus élevée que les ommatidies sont plus longues et plus nombreuses.* On observe ultérieurement, chez les mâles, une augmentation du rapport de rectitude alors que se produit la dégradation oculaire précédemment décrite (première partie, § I). Les pistes des vieux mâles sont extrêmement sinueuses.

Les fluctuations du rapport de rectitude des adultes femelles sont très différentes de celles des mâles. Il diminue après la mue imaginale

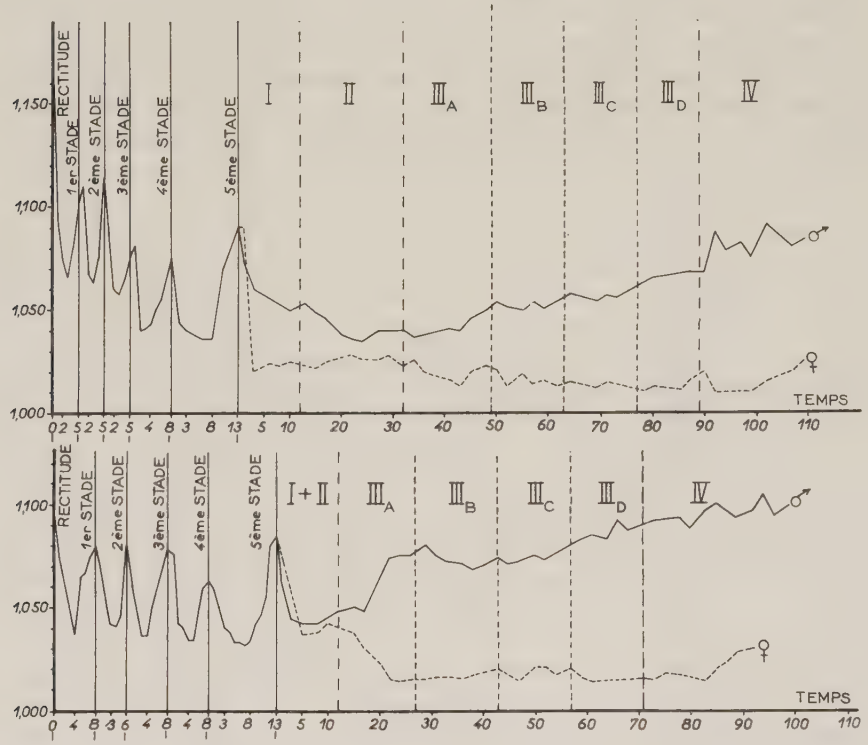


Fig. 36. — Variations du rapport de rectitude au cours du développement larvaire et de la vie imaginale. En abscisse : temps en heures et en jours; en ordonnée : rapport de rectitude.
En haut : Grégaires; en bas : Solitaires.

mais reste très faible jusqu'à la fin de la période III d'activité sexuelle. Il n'augmente que peu chez les femelles très âgées (période IV, fig. 35). Or nous savons que, si l'évolution morphologique des ommatidies est indépendante du sexe, la dépigmentation oculaire, intense chez les imagos mâles, est peu marquée chez les adultes femelles. Nous pouvons donc compléter notre proposition précédente de la manière suivante : *la précision de l'orientation phototropique dépend du nombre, de la longueur et de la pigmentation des ommatidies.*

2° Le rapport de rectitude diminue au cours de la première moitié

de chaque stade larvaire. Il est minimum au milieu des intermues (fig. 36). Pendant cette même période, les divers constituants ommatidiens croissent, prenant les valeurs caractéristiques du stade envisagé. Ce parallélisme confirme l'hypothèse précédente. Le rapport de rectitude augmente durant la seconde moitié de chaque stade larvaire, alors que se déroulent les phases préparatoires à l'exuviation : décollement et résorption de la cuticule, sécrétion de nouvelles cornéules, etc.

3° La rectitude des pistes des larves mâles et femelles est identique, de même que la structure de leurs ommatidies.

4° Les pistes des adultes femelles sont, dès la mue imaginale, plus rectilignes que celles des mâles. Cette différence, liée au sexe, s'accentue avec le vieillissement, de même que les différences pigmentaires déjà évoquées.

b) Criquets solitaires.

Le rapport de rectitude des larves de la phase « solitaire » est inférieur à celui des larves de la phase « grégaire », ce qui traduit une plus grande précision de l'orientation phototropique. Mais dès la mue imaginale, la situation s'inverse (fig. 35) : les adultes grégaires s'orientent mieux que les solitaires.

3° Variations de l'angle de polarisation.

(Tableaux XIII, XIV, XV et XVI; p. 341 à 347.)

L'angle de polarisation permet d'apprécier, en même temps que la direction générale des pistes par rapport à celle des rayons lumineux, l'état de polarisation de l'insecte phototropique. Cet angle est d'autant plus faible que l'état de polarisation ou de motivation est plus fort.

a) Criquets grégaires et solitaires.

1° En dehors des perturbations provoquées par les mues, l'angle de polarisation diminue durant la vie larvaire des Criquets des deux sexes et les 10 premiers jours (période I) de la vie des adultes mâles. Chez les femelles, cet angle diminue après la mue imaginale et reste très faible jusqu'à fin de la période III d'activité sexuelle. La direction générale de leurs pistes tend à se confondre avec celle du faisceau lumineux et il semble que, selon l'expression de J. Loeb, elles soient comme « embrochées » par les rayons lumineux (fig. 37).

2° L'angle de polarisation augmente progressivement chez les mâles au cours des périodes II, III, IV, et chez les femelles sexuellement inactives (période IV). La direction de leurs pistes s'écarte de celle des rayons lumineux et ces animaux pénètrent fréquemment dans la zone

d'ombre. On ne doit pas en déduire qu'ils sont alors indifférents à la stimulation lumineuse, ce que les expériences ultérieures prouveront.

3° L'angle de polarisation est minimum au milieu des intermues.

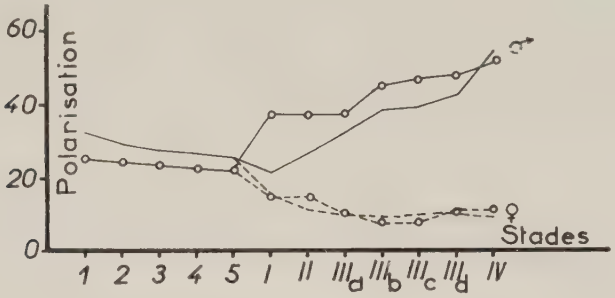


Fig. 37. — Variations de l'angle de polarisation « caractéristique » de chaque stade larvaire et des principales périodes de la vie imaginale. En abscisse : stades larvaires (milieu des intermues) et périodes de la vie imaginale; en ordonnée : angle de polarisation en degrés.
——— : Grégaires; —o—o— : Solitaires.

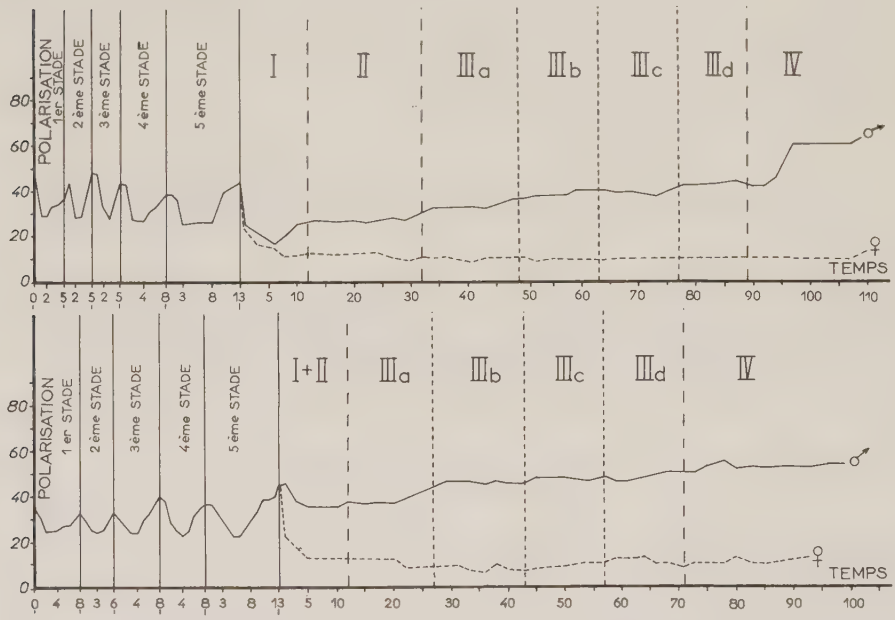


Fig. 38. — Variations de l'angle de polarisation au cours du développement larvaire et de la vie imaginale. En abscisse : temps en heures et en jours; en ordonnée : angle de polarisation en degrés.
En haut : Grégaires; en bas : Solitaires.

Il augmente durant la seconde moitié des stades larvaires. Cet accroissement cesse immédiatement après l'exuviation chez les Criquets solitaires, mais se poursuit 24 heures après celle-ci chez les Grégaires. L'angle de polarisation diminue durant la fin de la seconde moitié du

stade suivant (fig. 38). Notons que ces variations sont identiques à celles de la période de latence.

4° L'état de polarisation induit par le flux lumineux est indépendant du sexe durant la vie larvaire alors que, chez les adultes et dès la mue imaginale, il est plus intense chez les femelles (angle de polarisation plus faible) que chez les mâles. Cette différence s'accentue au cours du vieillissement (fig. 38).

b) Criquets solitaires.

L'angle de polarisation des larves élevées isolément est inférieur à celui mesuré sur les pistes des larves « groupées ». Cette proposition s'inverse chez les adultes dès la mue imaginale, au moins en ce qui concerne les adultes mâles. Les différences entre imagos femelles solitaires et grégaires ne sont pas significatives (fig. 37).

Remarques. — Les variations de l'angle de polarisation s'apparentent à la fois à celles de la période de latence et à celles du rapport de rectitude. On peut donc penser qu'elles dépendent autant de l'état physiologique des Locustes et, en particulier, du fonctionnement des corps allates que de l'état de leurs récepteurs oculaires. L'angle de polarisation est donc un critère mixte mesurant autant la réactivité des Criquets que la précision de leur orientation axiale. *Angle de polarisation et rapport de rectitude sont deux aspects indépendants de l'orientation phototropique.*

4° *Variations des vitesses réelle et apparente.*
(Tableaux XIII à XVI; p. 341 à 347.)

a) Criquets grégaires et solitaires.

1° Quel que soit le sexe, et en dehors des modifications liées aux mues, les vitesses réelle et apparente augmentent au cours de la vie larvaire et durant les périodes I et II de la vie imaginale. Richard observe un fait identique au cours de l'ontogénèse de *Calotermes flavicollis*. Les deux vitesses diminuent au cours des périodes III et IV (fig. 39).

2° Les vitesses réelle et apparente augmentent au cours de la première moitié de chaque stade larvaire. Elles sont maxima au milieu des intermues, puis elles diminuent durant la seconde moitié du stade considéré (fig. 40).

4° Si les vitesses de progression des larves sont indépendantes du sexe, les adultes femelles se déplacent plus rapidement que les adultes mâles (fig. 40).

b) Criquets solitaires.

Les Locustes solitaires ont, quel que soit leur âge, leur sexe ou leur état physiologique, des vitesses de progression inférieures à celles des grégaires (fig. 39).

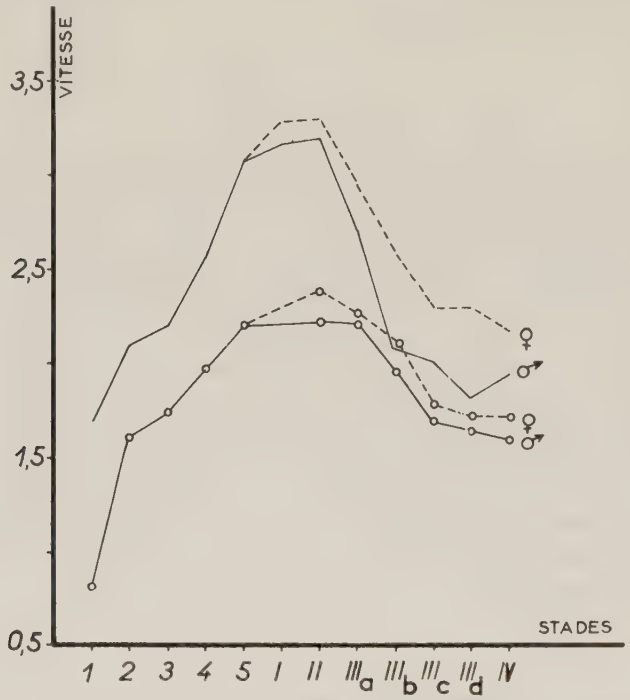


Fig. 39. — Variations de la vitesse réelle « caractéristique » de chaque stade larvaire et des principales périodes de la vie imaginale. En abscisse : stades larvaires (milieu des intermues) et périodes de la vie imaginale; en ordonnée : vitesse réelle en cm/sec.
——— : Grégaires; —o—o— : Solitaires.

Résumé.

1° *La réactivité phototropique.* — Croissante de l'éclosion à l'arrêt fonctions génitales, la période de latence diminue ultérieurement. Si au cours des stades larvaires elle est identique chez les mâles et les femelles et minimum au milieu de chaque intermue, de profondes différences liées au sexe apparaissent dès la métamorphose. Les adultes mâles ont alors une réactivité supérieure à celle des femelles. De même, la période de latence des Solitaires est toujours inférieure à celle des Grégaires.

Les variations de la période de latence sont étroitement liées à l'état physiologique des sujets et au degré d'activité de leurs corps allates.

2° *La précision de l'orientation phototropique.* — La précision de l'orientation phototropique des femelles croît de l'éclosion à la fin de la période d'activité génitale. Celle des mâles n'augmente que durant le développement larvaire et la phase de maturation sexuelle. Elle est maximum au milieu de chaque intermue.

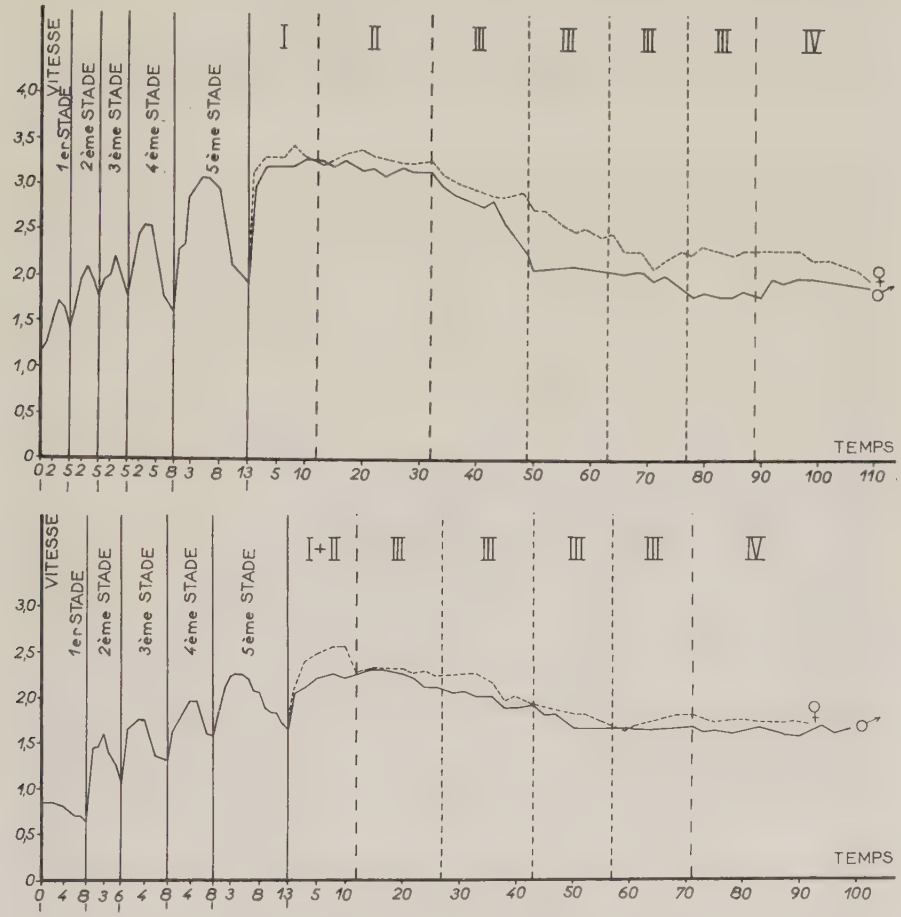


Fig. 40. — Variations de la vitesse réelle au cours du développement larvaire et de la vie imaginale. En abscisse : temps en heures et en jours; en ordonnée : vitesse réelle en cm/sec.
En haut : Grégaires; en bas : Solitaires.

Au cours des stades larvaires, les Solitaires s'orientent mieux que les Grégaires, mais cette proposition s'inverse chez les imagos.

Les pistes des adultes femelles sont plus rectilignes que celles des adultes mâles.

3° *La vitesse de progression.* — Maximum au milieu des intermues, la vitesse de progression des Criquets croît durant les stades larvaires

et les 4 premières semaines de la vie imaginale. Elle diminue ultérieurement.

Chez les adultes, la vitesse de déplacement des mâles est inférieure à celle des femelles. De même, les Solitaires progressent toujours plus lentement que les Grégaires.

II. — VARIATIONS LIÉES AU SEXE

Le comportement phototropique des adultes des deux sexes est extrêmement différent (cf. § I). Dès la mue imaginale, ils se distinguent par leur réactivité (période de latence), la forme de leurs pistes (rapport de rectitude), leur vitesse de progression (vitesse réelle et apparente) et leur état de polarisation. Le déclenchement des réactions phototropiques des femelles est extrêmement lent, mais leur orientation axiale est plus précise et leurs pistes moins sinueuses que celles des mâles. Elles progressent plus rapidement que ces derniers. De plus, si l'activité sexuelle (période III) est sans influence sur la photopositivité des mâles, elle agit profondément sur celle des femelles dont la période de latence varie irrégulièrement (fig. 34).

Cette influence du sexe et de l'état génital sur la réactivité phototropique ne constitue pas une particularité des Acridiens. Elle a été déjà signalée chez divers insectes. Beaucoup de mouches négatives sont positives lors de la reproduction (J. Loeb). Le phototropisme positif de certaines Ephémères américaines devient négatif après l'accouplement (C. H. Kennedy, 1925). Les fourmis ailées mâles et femelles sont fortement positives uniquement à l'époque nuptiale et les mâles paraissent plus sensibles que les femelles, car ils ont un seuil de réactivité plus faible (Loeb). Kellog (1903) signale des faits du même ordre chez les Abeilles. Selon Goustard (1958; *Blatella germanica*) et Medioni (1961; *Drosophila melanogaster*), les réactions phototropiques des mâles ne sont pas affectées par l'activité génitale, mais celles des femelles sont extrêmement variables durant la période de reproduction. C'est ce que nous venons de signaler chez *Locusta migratoria*. Les hormones sexuelles des Vertébrés ne modifient pas le phototropisme des Insectes (Minnich, 1920).

Nous avons donc recherché s'il existait ou non un parallélisme strict entre les variations des paramètres du phototropisme et l'état génital des sujets. Dans ce but, 10 Locustes mâles et 10 Locustes femelles de chaque phase sont soumis individuellement au test phototropique tous les 2 ou 3 jours, dans les mêmes conditions expérimentales qu'au chapitre précédent.

S'il est facile de connaître la date exacte du dépôt d'une oothèque par une femelle solitaire, nous avons dû recourir à la pesée journalière pour la déterminer chez les femelles grégaires. Une diminution

de l'ordre de 1 gramme de leur poids total indique le dépôt d'une oothèque. Une femelle grégaire pond en moyenne 4 oothèques au cours de sa vie, à raison d'une tous les 6 ou 7 jours, alors qu'une femelle solitaire en dépose de 12 à 15 à raison d'une oothèque tous les 4 à 5 jours.

Les 20 Criquets « groupés » peuvent être repérés individuellement au milieu de leurs congénères dans la « cage-souche » de 150 adultes, où ils vivent normalement grâce à une tache de peinture blanche placée sur le côté droit du pronotum et portant un chiffre tracé à l'encre de Chine.

Résultats.

« *Solitaires* » { mâle n° 5 (fig. 41), femelle n° 3 (fig. 42);

« *Grégaires* » { mâle n° 10 (fig. 41), femelle n° 8 (fig. 42).

Si nous retrouvons, pour chaque individu, les variations du phototropisme apparues lors de l'étude globale, nous constatons que, de plus :

1° L'activité génitale des mâles (accouplement) n'a aucune répercussion sur leur réactivité phototropique.

2° Chez les femelles, rythme de ponte et variations de la période de latence sont rigoureusement synchrones. La période de latence croît, avant la ponte, durant 1 à 2 jours chez les Solitaires et 2-3 jours chez les Grégaires. Elle est maximum lors du dépôt de l'oothèque ou lorsque les ovocytes mûrs pénètrent dans les oviductes. Elle diminue ensuite alors que se prépare la nouvelle génération d'ovocytes. Les divers autres paramètres ne sont pas influencés par cette activité sexuelle.

L'étude du comportement phototropique après castration va nous permettre de préciser le mode d'action des gonades. Cette opération est effectuée sur 15 mâles et 15 femelles grégaires âgés de 20 jours. Elle ne porte que sur les gonades. Les glandes annexes restent en place. Après anesthésie au gaz carbonique nous incisons, sur le flanc droit, les tergites des 3e, 4e et 5e segments abdominaux juste au-dessus des stigmates. Nous respectons de la sorte le sinus dorsal. Les gonades sont enlevées à la pince et les plaies oblitérées à l'aide d'une solution à 5 % de collodion. Nous pratiquons la même opération, mais sans enlever les gonades, sur 15 Criquets de chaque sexe. Ce sont les animaux de « contrôle ». La mortalité est faible : 10 %. Ces opérations n'affectent pas les Locustes qui continuent à s'alimenter et à s'accoupler tout comme les individus « témoins ».

Les premiers tests phototropiques ont lieu 5 jours après l'opération.

Résultats (Tableau III et fig. 43) :

1° Les opérations sans ablation des gonades sont sans effet sur le phototropisme des Criquets des deux sexes.

2° La castration ne modifie pas la réactivité phototropique des mâles.

3° L'ablation des ovaires augmente la réactivité des femelles : diminution de la période de latence et de l'angle de polarisation. Leur

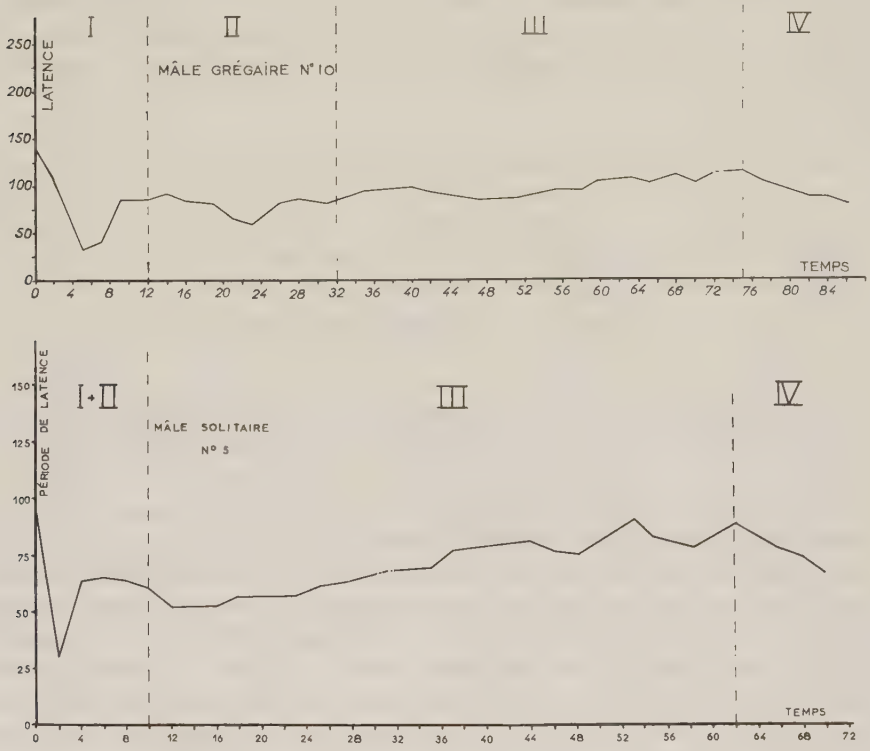


Fig. 41. — Variations de la période de latence au cours du vieillissement des adultes mâles. En abscisse : temps en jours; en ordonnée : période de latence en secondes.
En haut : Grégaires; en bas : Solitaires.

vitesse de progression s'en trouve accrue. Elles sont sans effet sur le rapport de rectitude. Ces répercussions sont apparentes 5 jours après l'opération et maximum environ 15 jours après celle-ci. Ultérieurement, il semble qu'il y ait stabilisation.

Essai d'interprétation.

L'ablation des testicules étant sans effet sur le phototropisme des mâles, et les perturbations dues à la castration des femelles ne se manifestant pas d'emblée, on peut penser que les gonades n'ont pas

une action directe sur le comportement mais qu'elles agissent en modifiant la composition du milieu intérieur. Compte tenu du parallélisme existant entre les variations de la période de latence, l'état des ovocytes et l'activité des corps allates, il est vraisemblable que les ovaires

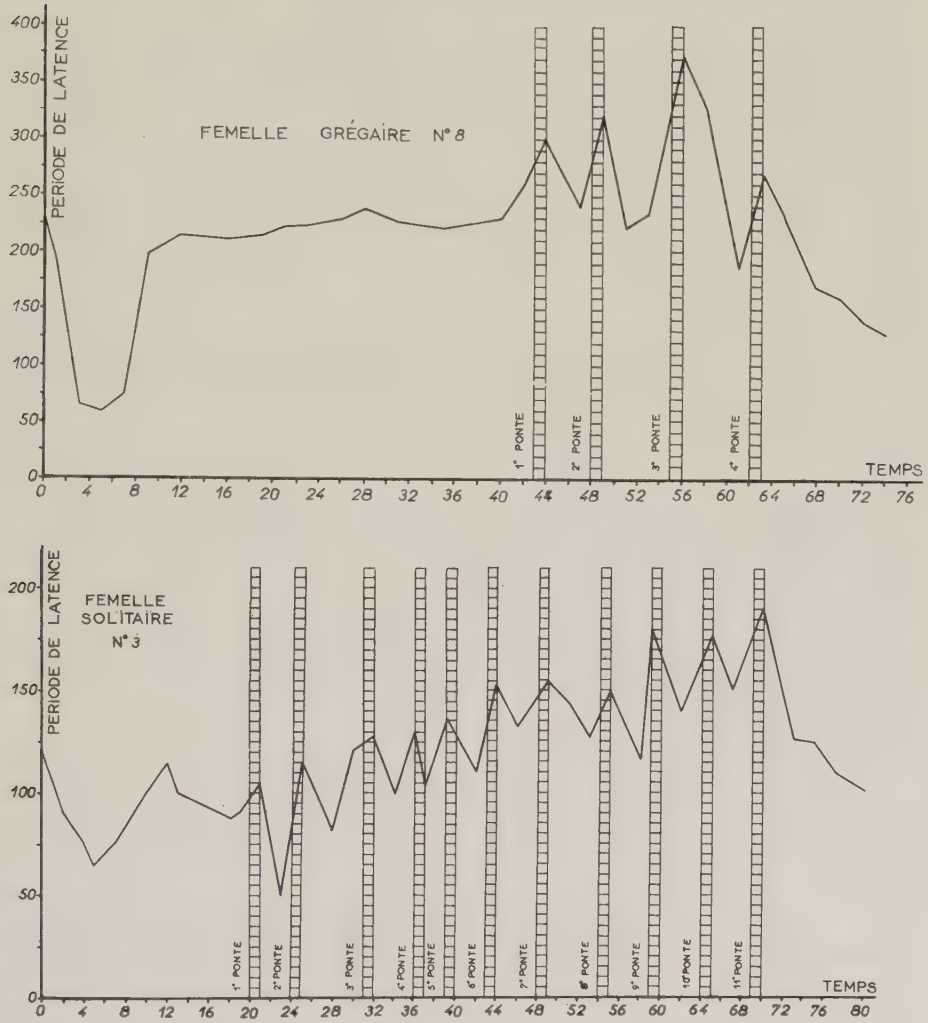


FIG. 42. — Variations de la période de latence au cours du vieillissement des adultes femelles. En abscisse : temps en jours; en ordonnée : période de latence en secondes.
En haut : Grégaires; en bas : Solitaires.

agissent en réglant le taux de l'hormone juvénile circulante. Ce serait donc cette hormone qui conditionnerait la réactivité phototropique des sujets. Mais pour être complète et rendre compte de l'inefficacité de l'ablation des testicules, notre hypothèse doit également postuler l'absence de toute interrelation entre les testicules et les corps allates.

Tableau III. — Influence de la castration sur le phototropisme du Criquet migrateur

Nombre de jours depuis l'opération	Catégories	Mâles				Femelles			
		Période de latence (en sec.)	*Rapport de rectitude*	*Angle de polarisation* (en degrés)	*Vitesse réelle* (cm/s)	*Période de latence* (en sec.)	*Rapport de rectitude*	*Angle de polarisation* (en degrés)	*Vitesse réelle* (cm/s)
0	Témoins	94,20	1,038	26,50	3,16	265,40	1,027	12,00	3,40
5	Témoins	88,50	1,040	26,50	3,20	202,10	1,029	12,00	3,36
	Contrôles	95,30	1,042	28,00	3,12	210,30	1,030	14,00	3,30
	Castrés	92,00	1,037	27,50	3,00	150,75	1,028	10,65	3,35
8	Témoins	89,00	1,039	26,80	3,20	296,50	1,027	10,80	3,27
	Contrôles	96,25	1,042	29,00	3,10	263,40	1,030	11,75	3,25
	Castrés	90,30	1,039	29,60	3,15	117,45	1,031	9,80	3,30
12	Témoins	93,30	1,041	31,00	3,15	312,50	1,024	10,80	3,27
	Contrôles	94,15	1,043	30,00	3,14	280,60	1,025	12,00	3,00
	Castrés	97,80	1,040	31,25	3,05	104,30	1,026	9,00	3,30
15	Témoins	93,20	1,038	32,00	2,96	247,20	1,020	10,30	3,15
	Contrôles	96,00	1,043	31,25	3,02	342,10	1,016	12,00	3,05
	Castrés	97,65	1,042	31,25	3,00	82,30	1,019	8,25	3,25
20	Témoins	95,30	1,041	33,60	2,78	253,75	1,015	8,80	2,96
	Contrôles	93,00	1,042	34,00	2,81	263,35	1,014	9,60	2,97
	Castrés	104,30	1,041	32,00	2,82	78,30	1,014	8,60	3,15
23	Témoins	97,90	1,044	34,00	2,75	285,70	1,012	10,10	2,95
	Contrôles	97,15	1,046	34,75	2,69	220,25	1,014	9,60	2,88
	Castrés	101,10	1,045	33,75	2,74	80,20	1,011	7,75	3,05
27	Témoins	99,75	1,049	35,25	2,59	308,15	1,010	10,00	2,95
	Contrôles	102,40	1,047	34,75	2,58	284,10	1,010	9,60	2,90
	Castrés	100,70	1,045	35,60	2,63	81,65	1,011	8,25	3,05

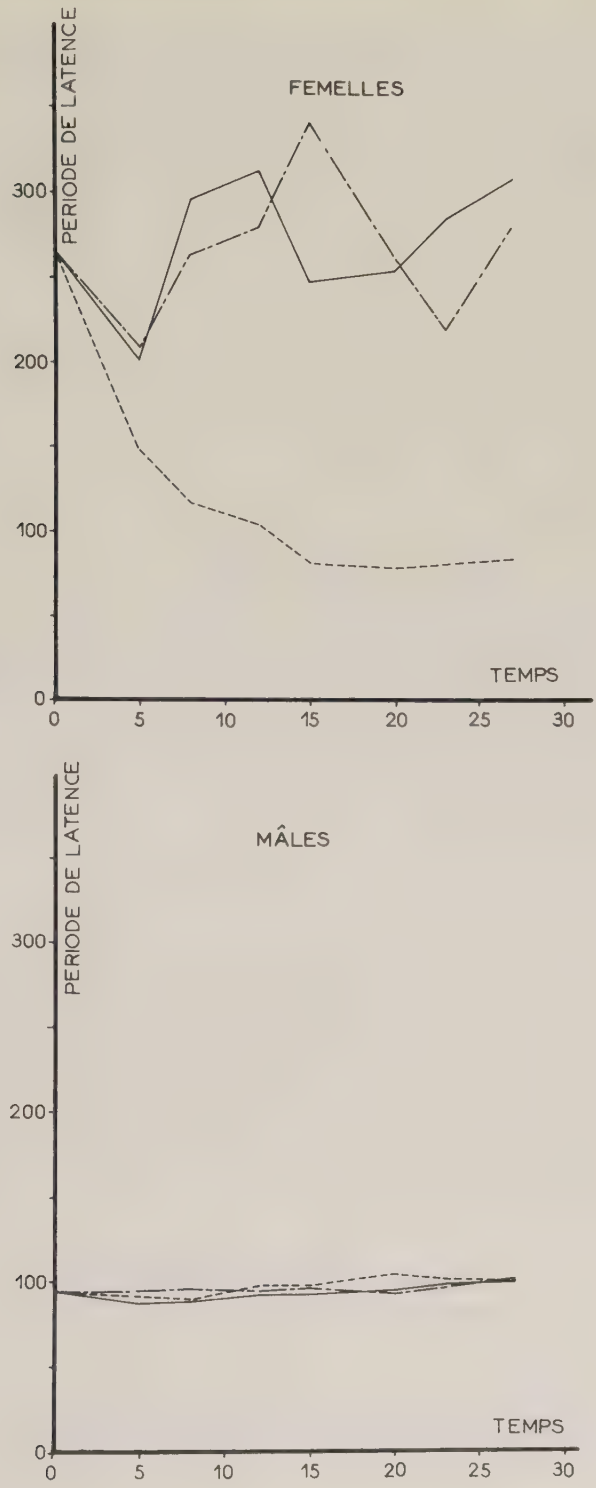


Fig. 43.

Influence de la castration sur la période de latence des adultes mâles et femelles. En abscisse: temps en jours; en ordonnée : période de latence en secondes.

——— : témoins;
—·—·—: « contrôles »;
------ : « castrés ».

Notre hypothèse est parfaitement fondée, car elle se superpose point par point aux données des endocrinologistes. Selon ces derniers, la vitellogénèse et la croissance des glandes annexes femelles nécessitent la présence d'une hormone sécrétée par les corps allates imaginaux (hormone juvénile) : Weed-Pfeiffer (1936, 1939, 1940); P. Joly (1945, 1948, 1962); Wigglesworth (1948); Cazal (1948); Cazal et Guerrier (1946); E. Thomsen (1948, 1952); B. Scharrer (1952, 1956); Engelmann et Luscher (1955); Engelmann (1957); Johansen (1958); B. Scharrer et M. von Harnach (1958); L. Joly (1960); Highnam, Lüsis et Hill (1963). De plus, les relations corps allates-ovaires constituent un système régulateur et la castration des femelles entraîne une hypertrophie des corps allates (Weed-Pfeiffer, 1940; M. F. Day, 1943; E. Thomsen, 1948; B. Scharrer, 1956; B. Scharrer, M. von Harnack, 1958), ce qui aurait pour effet, dans le cas particulier des femelles de *Locusta migratoria,* d'élever le taux de l'hormone juvénile.

Chez les mâles, par contre, les corps allates sont sans action sur les testicules et la spermatogénèse (P. Joly, 1948). Ils règlent uniquement le fonctionnement et le développement des glandes annexes. On comprend alors pourquoi la castration telle que nous l'avons pratiquée, n'a aucune répercussion sur les corps allates (B. Scharrer et von Harnack, 1948) et, en conséquence, sur le comportement phototropique des mâles de *Locusta.*

Ces parallélismes laissent supposer une action sensibilisatrice de l'hormone juvénile sur le phototropisme, ce que nous démontrerons au § III.

Résumé.

1° Si l'intensité et la qualité des réactions phototropiques sont indépendantes du sexe au cours du développement larvaire, de profondes différences entre mâles et femelles apparaissent lors de mue imaginale. Quelle que soit leur phase, les femelles se distinguent alors des mâles par une plus faible réactivité, une plus grande précision de l'orientation axiale et une vitesse de progression plus élevée.

2° L'activité génésique et la castration n'ont aucune répercussion sur la photoréactivité des mâles grégaires ou solitaires, de même que sur leurs corps allates.

3° Pour les femelles, les variations de la période de latence sont liées au rythme de ponte. Ainsi, chez les Grégaires, dont les pontes sont séparées par une période de 6 jours, la période de latence diminue durant les 4 premiers jours et croît pendant le 5e et le 6e jour. Chez les Solitaires, les pontes ayant lieu tous les 3 à 4 jours, la période de latence diminue durant les 2 premiers jours.

4° La castration accroît la réactivité des femelles dont elle provoque l'hypertrophie des corps allates.

III. — INFLUENCE DE L'ÉTAT HORMONAL

Dans le déclenchement d'un comportement, si tous les facteurs coopèrent, les hormones ont un rôle prépondérant. Elles contribuent au développement de nouvelles connexions nerveuses, modifient l'excitabilité générale et les seuils de réactivité (travaux de Lorenz, Tinbergen et Baerends sur les Vertébrés). Ces auteurs, qui ont étudié l'action des hormones sexuelles, admettent qu'elles agissent sur le système nerveux central en augmentant l'excitabilité du mécanisme sensori-moteur impliqué dans toute activité instinctive ou non. Les divers éléments d'un comportement ne réagissent pas de manière identique à un niveau hormonal donné. Cette interprétation « objectiviste » de la variabilité du comportement, liée à l'état physiologique des Vertébrés, semble applicable à l'étude du comportement des Insectes, même dans ses formes les plus primitives : le phototropisme en particulier. De multiples arguments plaident en faveur de cette hypothèse, car la réactivité phototropique de nombreux animaux en dépend :

1° *De leur âge.* Elle diminue au cours de l'ontogénèse. Cette règle a été vérifiée chez les larves de *Calliphora erythrocephala* (Pouchet, 1872; Gross, 1913; Patten, 1916), de *Lucilia cæsar* (Herms, 1911), de *Smerinthus ocellata* (J. Bemetsma, L. de Ruiter, J. de Wilde, 1962) et chez les larves et les adultes de *Locusta migratoria* (Cassier, 1962).

2° *De la proximité des mues.* La réactivité est maximum au milieu des intermues (cf. § I).

3° *Du sexe.* Les femelles sont en général moins réactives que les mâles. La castration augmente leur réactivité phototropique, mais elle est sans effet sur celle des mâles (Cassier, 1960).

4° *De l'activité sexuelle des femelles.* Le phototropisme des femelles mûres est extrêmement variable, mais nous venons de mettre en évidence un parallélisme strict entre ces variations et le cycle de ponte des femelles de *Locusta* (cf. § II).

5° *De la phase.* La réactivité phototropique des Criquets de phase solitaire est plus forte que celle des Criquets de phase grégaire (cf. § I).

Ces variations liées à l'âge, au sexe, à la proximité des mues, au cycle sexuel et aux phases laissent supposer que les glandes endocrines agissent sur le comportement des Insectes. Notons que Richard (1950), compte tenu du renversement du sens de la réaction phototropique des nymphes du 7° stade de *Calotermes flavicollis,* déclare : « *Ceci fait penser à quelque sécrétion interne liée à l'approche de la mue imaginale et agissant sur le métabolisme..., les centres nerveux auraient une activité différente en rapport avec les conditions physiologiques créées par les hormones de mue...* » Mais on peut également supposer que les corps allates, qui conditionnent le développement, la maturation sexuelle et la vitellogénèse, ont une influence sur le comportement. Nous nous sommes d'ailleurs attaché, dans les chapitres précédents, à établir un parallélisme entre les variations de la réactivité phototro-

pique et de l'activité de ces glandes. Nous avons voulu en déterminer le rôle exact en implantant des corps allates dans ces mâles de *Locusta* dont le comportement phototropique n'est pas influencé par l'activité sexuelle.

1° Méthodes expérimentales.

Le dispositif utilisé est le suivant : faisceau horizontal de lumière froide, blanche et parallèle; éclairement lumineux : 50 lux; température ambiante : 28° C. Les expériences ont porté exclusivement sur des adultes mâles de *Locusta migratoria migratorioides* (R. et F.), de phase grégaire, mûrs, âgés initialement de 35 jours.

Ces insectes sont répartis en quatre lots de 20 animaux :

Premier lot : animaux témoins.

Deuxième lot : animaux de « contrôle ». Ils reçoivent, en injection abdominale, 0,01 cm^3 de sérum de Beadle et Ephrussi stérilisé par ébullition, ce qui est possible car aucun carbonate entre dans sa composition :

NaCl	7,5 g.	$CaCl_2$	0,21 g.
KCl	0,35 g.	OH_2	1000 g.

Troisième lot : Criquets ayant subi l'implantation abdominale de deux paires de corps allates repris dans 0,01 cm^3 du liquide physiologique précédent. Ces glandes sont prélevées sur des individus mâles identiques aux témoins.

Quatrième lot : Criquets subissant, dans les mêmes conditions que précédemment, deux implantations espacées de 18 jours, d'une paire de corps allates.

Les techniques utilisées ont été mises au point et décrites par L. Joly (1960). La tête isolée du donneur est fendue sagittalement et les deux moitiés épinglées au fond d'une cuvette remplie de sérum physiologique. Les corps allates, transparents et de teinte légèrement rosée, sont immédiatement visibles sur les troncs trachéens médio-latéraux. Ils sont prélevés à la pince et placés dans un verre de montre contenant du sérum physiologique.

L'implantation se fait au moyen d'une aiguille de verre de 3/10 de mm de diamètre intérieur, à étranglement médian, collée dans un porte-aiguille. Ce dernier est relié à un tube de caoutchouc servant à l'aspiration, puis à l'injection des corps allates.

Implantations et injections se font au travers de la membrane intersegmentaire unissant les tergites abdominaux 6 et 7, du côté droit. La mortalité des opérés est nulle.

Les Criquets des quatre catégories sont soumis au test phototropique la veille de l'opération, puis tous les 2 ou 3 jours jusqu'au 45e jour après celle-ci. A cette date, nous avons dû arrêter nos expériences car la mortalité naturelle ayant réduit l'effectif des différents lots rendait impossible toute évaluation significative des caractéristiques du phototropisme.

2° *Résultats expérimentaux*
(fig. 44 à 47).

1° L'injection abdominale du sérum physiologique de Beadle et Ephrussi n'a aucune répercussion sur le comportement phototropique du Criquet migrateur. Les différences qui apparaissent à la lecture des résultats numériques obtenus à partir des animaux du premier lot (témoins) et du second lot (« contrôle ») ne sont pas significatives, mais entrent dans le cadre des variations individuelles.

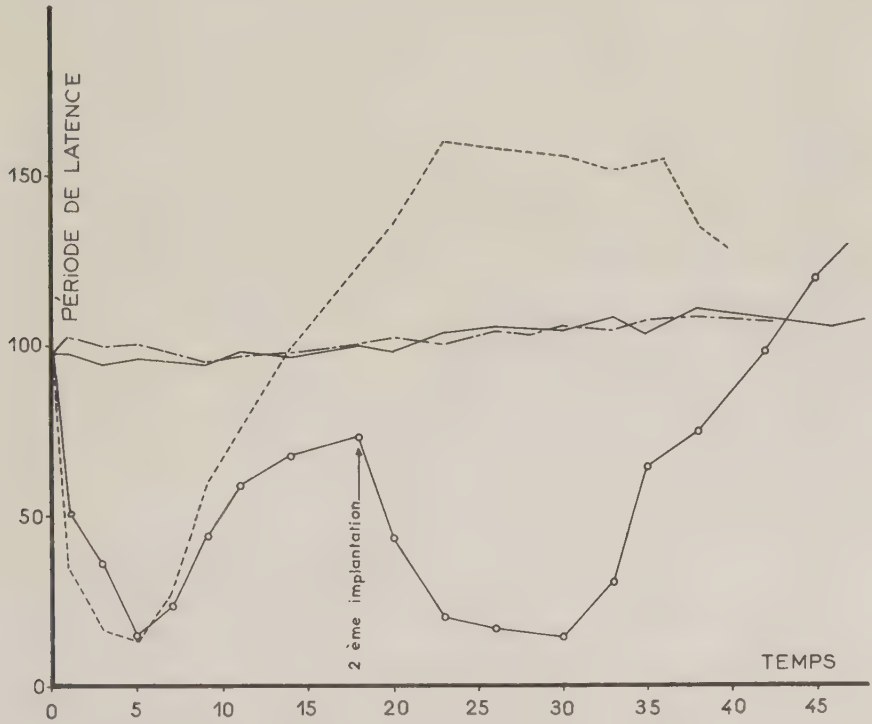


Fig. 44. — Influence des implantations abdominales de corps allates sur la période de latence des adultes mâles. En abscisse : temps en jours; en ordonnées : période de latence en secondes.
1er lot : ——— (témoins); 2e lot : — - - - — (contrôles); 3e lot : - - - - - - (2 paires de corps allates); 4e lot : —o—o— (2 fois une paire de corps allates).

2° Au cours du vieillissement des Criquets des deux premiers lots on constate, ainsi que nous l'avons déjà signalé (cf. § I), un affaiblissement progressif de leur réactivité phototropique (augmentation de la période de latence et de l'angle de polarisation) et une chute de leur état tonique (vitesse réelle décroissante). Leurs facultés d'orientation se détériorent également : rapport de rectitude croissant indiquant une sinuosité accrue des pistes.

3° L'implantation des corps allates augmente la réactivité phototropique des sujets (fig. 44 et 45). Période de latence et angle de polarisation sont plus faibles que chez les individus normaux. Le déclenchement du comportement phototropique est donc accéléré. La direction générale des pistes tend à se confondre avec celle des rayons lumineux, de sorte que ces animaux semblent se rapprocher plus rapidement de la source lumineuse (augmentation de la vitesse apparente).

En ne considérant que les fluctuations de la période de latence (fig. 44), nous constatons que si les effets des implantations sont

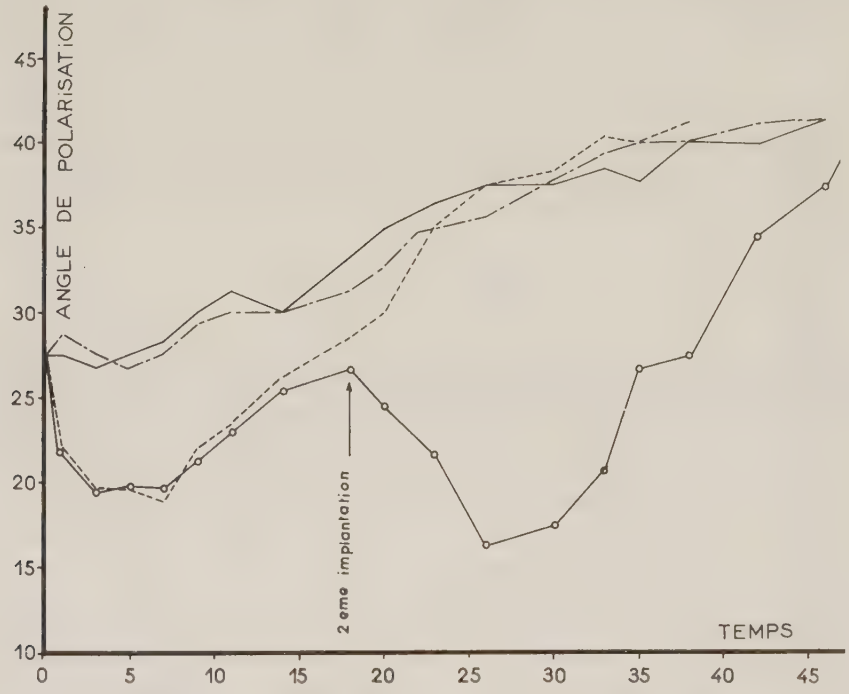


Fig. 45. — Influence des implantations abdominales de corps allates sur l'angle de polarisation des adultes mâles. En abscisse : temps en jours; en ordonnée : angle de polarisation en degrés.
1er lot : ——— (témoins) ; 2e lot : —·—·—· (contrôles) ; 3e lot : ------ (2 paires de corps allates) ; 4e lot : —o—o— (2 fois une paire de corps allates).

maxima 5 jours après l'opération et semblent alors indépendants du nombre des corps allates introduits, ils sont cependant d'emblée moins marqués chez les Criquets ayant reçu une paire de corps allates que chez ceux en ayant reçu deux paires. Chez ces derniers, au-delà du 5e jour la réactivité diminue progressivement (période de latence croissante). Elle se retrouve identique à celle des témoins vers le 14e jour, mais continue à décroître jusqu'au 23e jour. A cette date, les opérés sont moins photosensibles que les témoins. Dès le 23e jour, la période de latence diminue à nouveau. Elle tend à prendre les mêmes valeurs

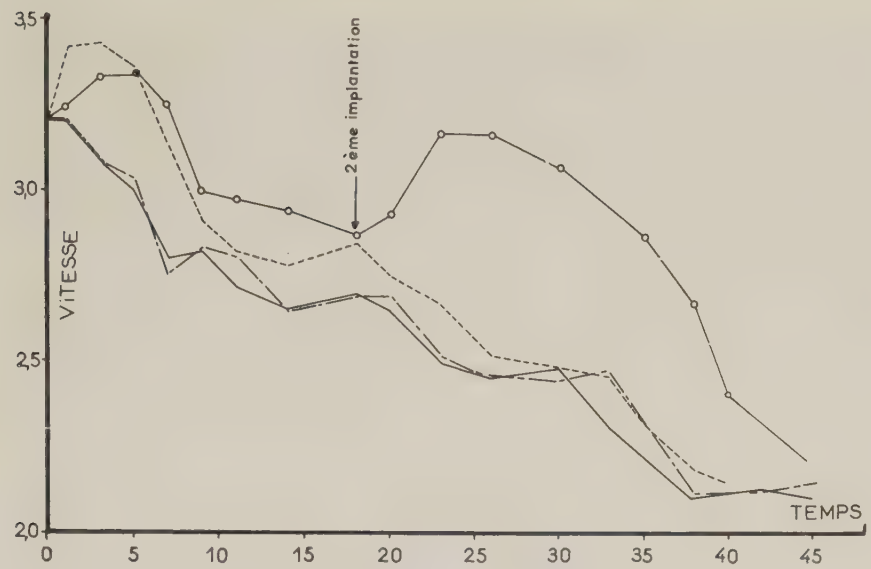


FIG. 46. — Influence des implantations abdominales de corps allates sur la vitesse réelle des adultes mâles. En abscisse : temps en jours; en ordonnée : vitesse en cm/sec.
1er lot : ——— (témoins) ; 2e lot : — - - - - — (contrôles) ; 3e lot : ------ (2 paires de corps allates) ; 4e lot : —o—o— (2 fois une paire de corps allates).

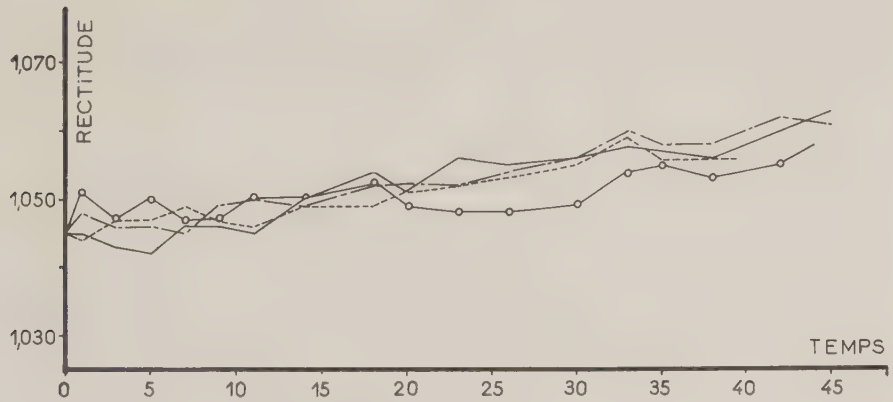


FIG. 47. — Influence des implantations abdominales de corps allates sur le rapport de rectitude des adultes mâles. En abscisse : temps en jours; en ordonnée : rapport de rectitude.
1er lot : ——— (témoins) ; 2e lot : — - - - - — (contrôles) ; 3e lot : ------ (2 paires de corps allates) ; 4e lot : —o—o— (2 fois une paire de corps allates).

que celles des témoins, ce qui est particulièrement net du 36e au 39e jour. Nous avons malheureusement dû arrêter nos expériences, l'effectif des différents lots étant trop faible, avant d'avoir pu observer cette égalisation.

Chez les Criquets du 4e lot (une paire de corps allates), les variations de la réactivité phototropique sont plus lentes que précédemment. Elle

diminue également à partir du 5e jour qui suit l'implantation, mais au 18e jour la période de latence est encore inférieure à celle des témoins. C'est alors que nous avons pratiqué la seconde implantation d'une paire de corps allates, provoquant ainsi une nouvelle baisse de la période de latence. L'effet de cette nouvelle intervention n'est maximum qu'après 12 jours (30e jour). Puis la période de latence augmente et est supérieure à celle des témoins vers le 45e jour, date à laquelle cessent les expériences.

4° L'implantation des corps allates accroît l'état tonique des Locustes : augmentation de la vitesse réelle (fig. 46). Cet effet est sensible dès la première implantation (3e et 4e lots), mais également lors de la seconde (4e lot). La vitesse est maximum dès le premier jour qui suit l'implantation et ne sera ultérieurement jamais inférieure à celle des témoins.

5° Les implantations de corps allates n'ont aucune répercussion sur les facultés d'orientation des Criquets. Le rapport de rectitude n'est pas modifié par ces interventions (fig. 47). La précision de l'orientation est donc conditionnée par le seul état des ommatidies.

3° Interprétation.

1° L'implantation de corps allates actifs élève momentanément le niveau hormonal des Locustes, provoquant un accroissement de leur excitabilité générale. Cet effet se traduit par une diminution de la période de latence et de l'angle de polarisation, ainsi que par une augmentation de la vitesse de déplacement. On peut admettre que le principe actif libéré par les implants (hormone juvénile) agit directement sur les centres nerveux supérieurs, ce qui est plausible, divers auteurs ayant démontré que le fonctionnement des corps allates est sous le contrôle du cerveau : Wigglesworth (1948); Thomsen (1948, 1952); Scharrer (1946); Dupont-Raabe (1951, 1952); Bounhiol, Arvy, Gabe (1953), etc. L'hormone juvénile est, de par son mode d'action, comparable à certaines hormones des Vertébrés (thyroxine). Haskell et Moorhouse (1963), à l'issue d'une étude électrophysiologique de l'excitabilité nerveuse de la chaîne ganglionnaire du Criquet pèlerin (*Schistocerca gregaria* Forsk.) en milieu riche en hormone de mue (ecdysone α et β), pensent également que l'ecdysone agit directement sur les centres nerveux supérieurs.

2° Les corps allates implantés, donc sans connexion avec les centres neurosécréteurs et les corpora cardiaca, deviennent rapidement inactifs. Il en résulte une baisse du niveau hormonal et, par conséquent, une diminution de l'excitabilité générale. Cet effet, sensible dès le 5e jour qui suit l'implantation, se traduit par une augmentation de la période de latence, de l'angle de polarisation et par une diminution des vitesses réelle et apparente.

3° Comme chez les Vertébrés où l'accroissement d'un niveau hormonal provoque la mise au repos de la glande endocrine responsable de cette sécrétion, l'implantation de corps allates entraîne l'involution de ceux de l'opéré : diminution du volume global des glandes, diminution du volume cytoplasmique des cellules sécrétrices, augmentation de la densité nucléaire (fig. 48). Cette régulation (« feed-back ») a déjà été signalée chez *Dixippus morosus* (Pflugfelder, 1957) et *Pyrhochoris apterus* (Novak et Rhodendorf, 1959). Les implants cessant d'être actifs et leurs corps allates étant au repos, le niveau hormonal des opérés est inférieur à celui des témoins. Aussi, au-delà du 14e jour qui suit l'implantation, les Criquets du 3e lot sont-ils moins photosensibles que les Criquets normaux.

La régulation étant d'autant plus rapide que le niveau hormonal est plus élevé, on comprend pourquoi, chez les Criquets du 4e lot, le retour de la période de latence à des valeurs comparables à celles des témoins n'est pas effectué 18 jours après la première implantation.

Il est logique de penser que finalement, chez les Criquets opérés moins réactifs que les témoins, la régulation hormonale se faisant (reprise d'activité des corps allates), leur réactivité redeviendra normale. C'est d'ailleurs ce phénomène que nous observons à partir du 35e jour chez les Locustes du 3e lot.

4° Les mécanismes sensori-moteurs contrôlant les mouvements des appendices, donc la vitesse de progression, sont particulièrement sensibles à l'action du « principe excitateur » libéré par les corps allates puisque la vitesse est maximum le lendemain de l'opération.

4° *Application.*

Il ressort de cette étude que *l'hormone juvénile sensibilise les Insectes à l'action de la lumière et renforce leurs réactions phototropiques.* C'est ce que nous avions postulé à l'issue de l'analyse des effets de la castration sur la réactivité des femelles de *Locusta* (cf. § II).

Puisque l'hormone juvénile renforce la réactivité phototropique, il n'était pas vain d'établir au chapitre V, § 1, des comparaisons entre les variations de cette réactivité au cours de la vie du Criquet migrateur et le degré d'activité de ses corps allates. *Aux phases de grande activité des corps allates correspondent des périodes de forte réactivité phototropique.* C'est précisément ce que nous constatons lors de l'éclosion, durant la première moitié de chaque stade larvaire, lors du développement des gonades, de la maturation sexuelle et immédiatement après le dépôt d'une oothèque. *Le taux de l'hormone juvénile présente dans l'hémolymphe est plus élevé chez les Criquets solitaires que chez les Criquets groupés,* car leurs corps allates sont plus volumineux et plus actifs. Parallèlement à cette observation, nous constatons que *la photosensibilité des Solitaires est plus forte que celle des Grégaires.*

De plus, les rapports gonades-corps allates, qui contrôlent le développement des cellules sexuelles et le taux de l'hormone juvénile circulante, n'existent que chez les imagos femelles. La castration accroît leur photosensibilité (hypertrophie des Corpora allata) alors qu'elle est sans effet chez les mâles.

Si l'hormone juvénile est sensibilisante, *l'hormone de mue ou ecdysone diminue l'activité électrique des centres neuromoteurs des Insectes* (Wiedbrauck, 1955; Haskell et Moorhouse, 1963) *et affaiblit leur*

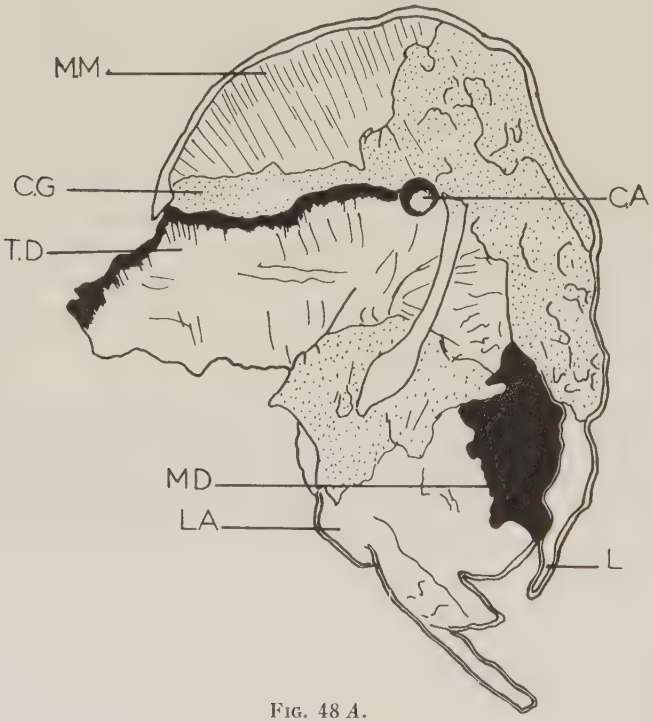


Fig. 48 *A*.

Fig. 48. — Représentation, à une même échelle, de têtes ouvertes sagittalement de Criquet normal (témoin) *(A)*; de Criquet ayant reçu deux paires de corps *(B)*, ou une paire de corps allates *(C)* 23 jours auparavant.

C. A., corps allates; *C. G.*, corps gras; *L.*, labre; *LA.*, labium; *MD.*, mandibule; *M. M.*, muscles masticateurs; *T. D.*, tube digestif.

réactivité à l'égard de la lumière (J. Beetsma, L. de Ruiter, J. de Wilde, 1962). Il en est de même des extraits de corpora cardiaca qui peuvent, à l'extrême, bloquer toute activité motrice (Özbas et Hodgson, 1958; Milburn, 1960; Hodgson, 1962; Bliss, 1962; Roeder, 1963). L'hormone de mue est présente dans l'hémolymphe des larves au cours de la seconde moitié de chaque intermue (P. Joly, L. Joly, H. Halbwachs, 1956; P. Joly, 1958; Strich-Halbwachs, 1959, 1961). C'est précisément au cours de cette période que nous observons une diminution de la vitesse et de l'intensité des réactions tropistiques des Cri-

FIG. 48 *B*.

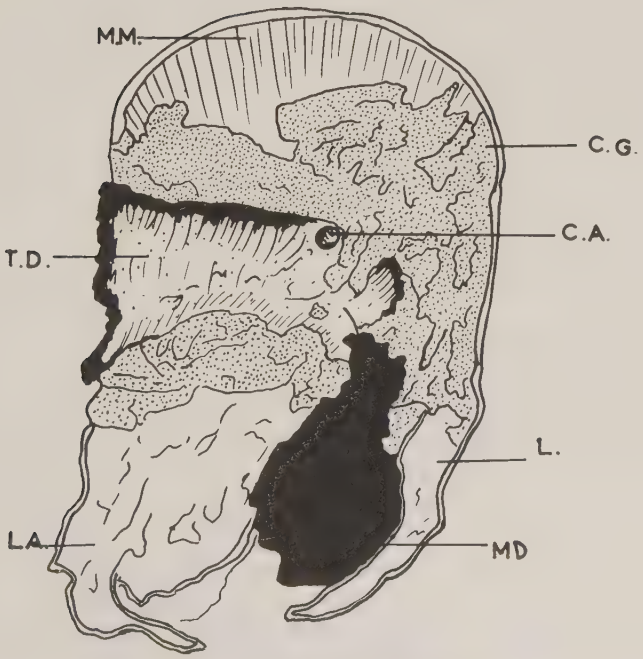


FIG. 48 *C*.

quets. *Le taux de l'ecdysone est plus élevé chez les Solitaires que chez les Grégaires,* car leurs glandes ventrales sont plus volumineuses. De plus, elles ne disparaissent pas après la mue imaginale (Carlisle et Ellis, 1959, 1961), contrairement à ce qui se produit chez les Grégaires (M. C. Strich, 1954). Or nous savons que, quel que soit leur âge, *les Solitaires progressent moins rapidement que les Grégaires* (cf. § I) et leur activité spontanée est moins importante (Ellis, 1950 à 1963).

Les actions antagonistes de l'hormone juvénile et de l'ecdysone permettent d'interpréter certains aspects du comportement phototropique de *Locusta migratoria.* Le schéma proposé ne saurait tout expliquer et quelques points restent encore à élucider, notamment les causes de la diminution de la photosensibilité au cours de la vie du Criquet migrateur, et les différences liées au sexe.

Résumé.

Les glandes endocrines rétrocérébrales, dont le fonctionnement dépend des phases, de l'ontogénèse, de la maturation sexuelle et de l'activité génitale, conditionnent la réactivité phototropique des Acridiens. C'est ce que nous venons de démontrer grâce à des implantations abdominales de corps allates pratiquées chez des adultes mâles, mûrs, de *Locusta migratoria,* phase gregaria.

— Les implantations de corps allates provoquent une augmentation de l'excitabilité générale (période de latence et angle de polarisation décroissants) et de l'état tonique (vitesse de progression accrue). Elles sont sans effet sur l'orientation phototropique des Criquets (rapport de rectitude non modifié).

— Ces modifications sont fugaces car les implants, bien que rapidement inactifs, provoquent la mise au repos des corps allates des opérés. Les sujets ayant reçu deux paires de corps allates sont, 23 jours après l'opération, moins photosensibles que les témoins.

— Les effets sont gradués. Ils dépendent du nombre des corps allates implantés.

— La découverte de l'action « photosensibilisante » de l'hormone juvénile nous permet d'expliquer pourquoi les périodes de grande activité des corps allates (éclosion, première moitié de chaque intermue, maturation sexuelle, premiers jours de chaque cycle ovarien) sont également des périodes de forte réactivité phototropique. De même, les Criquets solitaires, dont les corps allates sont particulièrement actifs, ont une réactivité phototropique supérieure à celle des grégaires.

— Nous pensons que l'hormone juvénile sécrétée par les corps allates agit directement sur les centres nerveux supérieurs.

— L'hormone de mue diminue l'activité électrique des centres neuromoteurs des Insectes et affaiblit leur réactivité à l'égard de la lumière.

IV. — INFLUENCE DE L'ÉTAT DE NUTRITION ET D'ADAPTATION A L'OBSCURITÉ

Chez les Insectes, l'état de réplétion du tube digestif et le degré d'adaptation à la lumière ou à l'obscurité de leurs photorécepteurs modifient de façon considérable la photosensibilité.

En règle générale, les réactions phototropiques des Insectes à jeun (qu'ils soient photopositifs ou photonégatifs) sont plus impérieuses que celles des animaux abondamment nourris : Loeb (1890; chenilles de *Porthesia chrysorrhea*); Mac Ewen (1918; *Drosophila*); Grison (1957; *Leptinotarsa*); Aziz (1957; *Schistocerca*); Bernard (1963; larves de *Euroleon*).

De même, les Insectes sont plus sensibles à la lumière après un séjour en chambre noire, durant lequel les photorécepteurs s'adaptent à l'obscurité : Richard (1950, 1955; *Calotermes*); Dufay (1956; *Tryphæna pronuba*); Ropartz (1960; *Apis*). Chez les Orthoptères, l'adaptation à l'obscurité des yeux composés et des ocelles consiste en une migration distale des pigments ommatidiens. Elle est réalisée en 50 minutes environ : Uchida (1934; *Homorocoryphus lineosus*).

Afin d'éliminer les effets dépressifs dûs à l'état de réplétion du tube digestif, il nous faut déterminer la durée minimum du séjour à l'obscurité, auquel nous devons soumettre les Locustes préalablement à toute expérience. Aussi avons-nous étudié les caractéristiques phototropiques de larves grégaires du 5° stade, âgées de 5 à 6 jours, séjournant de 0 à 9 heures à l'obscurité après leur dernier repas. La température de la chambre noire durant ce séjour est identique à celle choisie pour réaliser les expériences : 28° C.; éclairement : 50 lux.

Résultats (Tableau IV; fig. 49).

Bien que l'adaptation à l'obscurité des ommatidies soit réalisée au bout d'une heure ainsi que le prouve la répartition distale de leurs pigments, *la photosensibilité des Criquets n'est maximum et constante que 3 à 4 heures après le dernier repas. Elle se maintient à ce niveau durant 3 heures :* période de latence, angle de polarisation et rapport de rectitude minima et constants. La dissection révèle que le tube digestif est alors parfaitement vide. *Après 6 à 7 heures d'obscurité, la réactivité diminue.* A aucun moment nous n'observons de variation de la vitesse réelle.

Ces fluctuations de l'excitabilité sont directement liées aux variations de la concentration sanguine en ions K^+. Chez *Locusta migratoria*, la teneur normale en ions K^+ est de 51 m. Mol. par litre d'hémolymphe (Hoyle, 1954; Boistel, 1960). Toute variation de ce taux agit

Tableau IV. — Influence du temps d'adaptation a l'obscurité et de l'état de nutrition sur les caractéristiques du phototropisme du Criquet migrateur

Cinquièmes stades. Température : 28° C. Eclairement : 50 lux.

Temps d'adaptation a l'obscurité (en heures)	Période de latence (en sec.)	Rapport de rectitude	Angle de polarisation (en degrés)	Vitesse réelle (cm/s)	Vitesse apparente (cm/s)
0-1	695,65	1,059	26,20	3,03	2,86
1-2	201,10	1,049	26,35	3,04	2,90
2-3	138,50	1,038	26,20	3,03	2,92
3-4	71,50	1,035	25,30	3,03	2,93
4-5	68,60	1,037	25,00	3,08	2,97
5-6	69,80	1,036	25,60	3,02	2,92
6-7	191,80	1,036	24,50	3,06	2,99
7-8	283,90	1,037	25,90	3,08	2,97
8-9	534,15	1,039	26,30	3,04	2,92

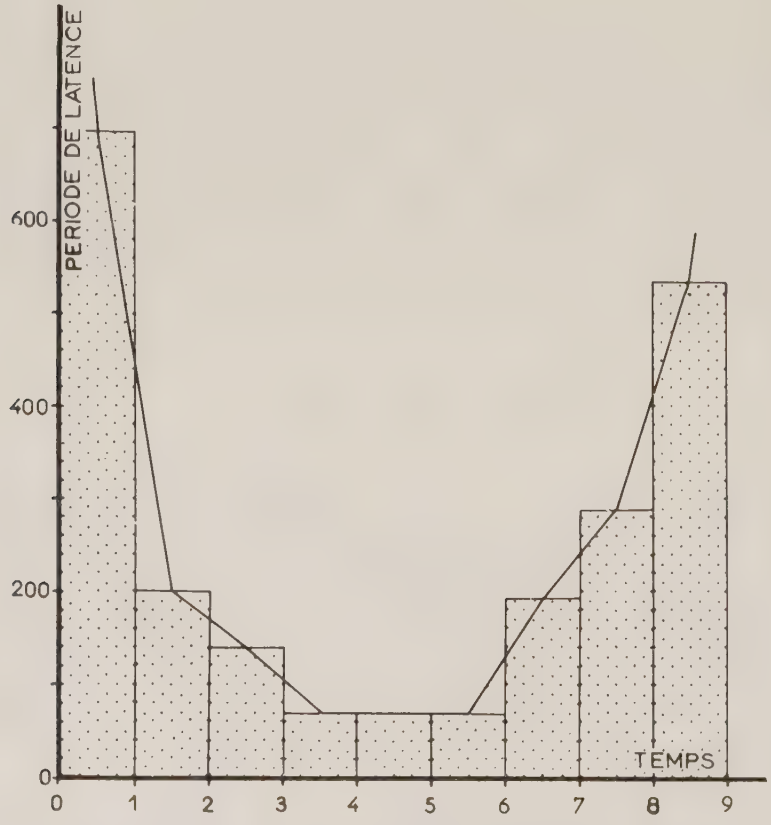


Fig. 49. — Période de latence (en ordonnée) des larves du 5e stade séjournant un temps variable à l'obscurité, après leur dernier repas (en abscisse).

sur le comportement en modifiant le potentiel de repos des fibres musculaires et nerveuses et l'intensité de leurs réponses. L'alimentation herbacée constitue un apport important en ions K^+ qui inhibent le fonctionnement du système nerveux (Roeder, 1948, 1958; Hoyle, 1952, 1953, 1955, 1959; Ellis et Hoyle, 1954; Boistel, 1960) et diminuent l'excitabilité. C'est ce que nous observons après les repas. La concentration sanguine en K^+ diminue de 50 % après une brève période de jeûne provoquant une augmentation de l'excitabilité et de la vigueur des contractions musculaires. « L'aptitude des larves du 5e stade de *Locusta* à répondre par un saut à une stimulation est accrue après une courte période de jeûne et ces sauts sont plus puissants » (Hoyle, 1954). Dans les mêmes conditions, nous observons un accroissement de la photosensibilité des Criquets.

Résumé.

La photosensibilité des Criquets séjournant à l'obscurité est maximum et constante de 3 à 7 heures après leur dernier repas. En dehors de ces limites elle diminue. Ces variations sont liées à la composition ionique de l'hémolymphe.

CHAPITRE VI

ACTION DES FACTEURS EXTERNES SUR LES CARACTÉRISTIQUES DU PHOTOTROPISME

I. — VARIATIONS EN FONCTION DE L'INTENSITÉ LUMINEUSE

A l'obscurité, le Criquet migrateur, quel que soit son âge, son sexe ou la température ambiante, est immobile. Des vibrations de la table d'expérience peuvent provoquer son déplacement, mais toujours sur de faibles distances. Les pistes tracées dans ces conditions consistent en une série de spires d'ampleur variable. La moindre source lumineuse modifie ce comportement. Après un temps variable (période de latence), les Locustes deviennent actifs (photocinèse). Ils se tournent et se dirigent *toujours* vers la source lumineuse (photo-topo-taxie). La méthode d'observation directe que nous utilisons ne permet pas de mesurer le *seuil de réactivité*. Il est inférieur au 1/10 de lux car cette valeur est suffisante pour déclencher une réaction phototropique. D'ailleurs, la sensibilité à la lumière des Arthropodes est généralement très grande, de l'ordre de celle de l'œil humain, de sorte que ce seuil est difficile à évaluer. Exceptionnellement, le seuil de réaction est supérieur à quelques lux : chenilles d'*Euproctis* (Labeyrie, 1948) ; *Leptinotarsa* (Grison, 1957). Il est généralement de l'ordre de 10^{-1} lux : *Mastigoproctus* (Patten, 1917), *Drosophila* white-bar (Brown et Hall, 1936), larves du 5e et 6e stade de *Calotermes* (Richard, 1950), *Tryphæna* (Dufay, 1956) ; de 10^{-2} lux : *Drosophila* bar (Medioni, 1959) ; de 10^{-4} lux : *Drosophila* sauvage et yellow (Brown et Hall, 1936) et même de 10^{-6} lux : *Calliphora* (Strange, 1960). Chez *Locusta*, le seuil de réactivité s'abaisse au cours de l'ontogénèse, durant laquelle s'effectue la maturation du système nerveux et l'organogénèse des photorécepteurs.

Pour des valeurs de l'éclairement croissantes et supérieures à 0,1 lux, les caractéristiques du phototropisme de *Locusta* varient de façon complexe. Nous n'analyserons ci-dessous que les résultats obtenus à 28° C.

1° *Période de latence* (fig. 50).

Le mode de variation de cette grandeur constitue une particularité des Acridiens. Il est indépendant de l'âge et de la température ambiante, et la courbe qui l'exprime a *toujours* la forme d'un W. Nous pouvons donc la décomposer en quatre portions.

1° *Entre le seuil de réactivité (0,1 lux) et 5 lux,* la période de latence diminue quand l'éclairement E croît, ce qui indique une augmentation de la photopositivité.

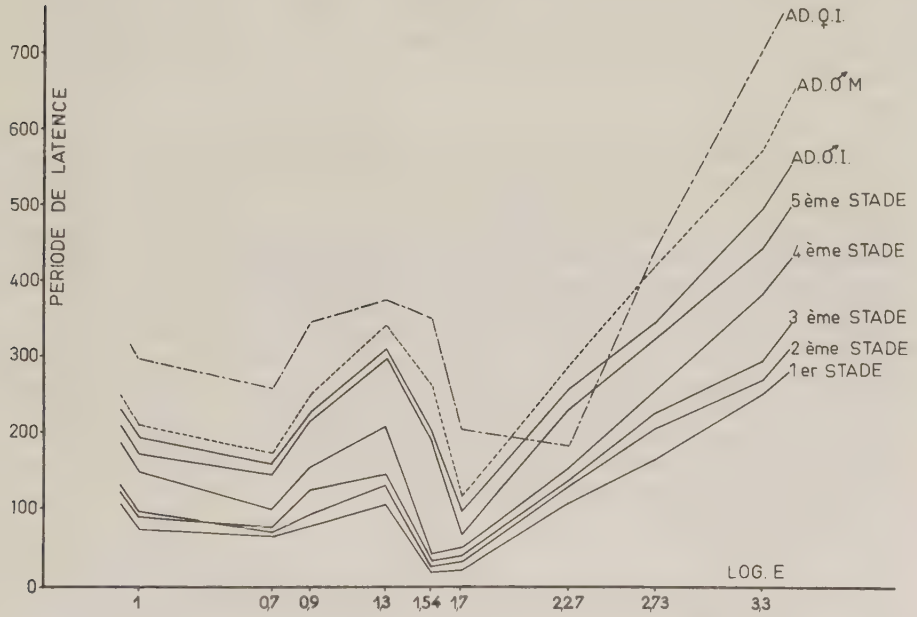


Fig. 50. — Variations de la période de latence en fonction de l'intensité lumineuse. Température ambiante : 28° C. En abscisse : logarithmes des éclairements; en ordonnée : période de latence en secondes.

AD. ♂ I. : adultes mâles non mûrs; *AD. ♂ M. :* adultes mâles mûrs; *AD. ♀ I. :* adultes femelles non mûres.

2° *De 5 à 20 lux* le phénomène s'inverse. La période de latence augmente avec l'éclairement. Elle prend une valeur maximum M pour E = 20 lux quel que soit l'âge des Criquets.

3° *Au-dessus de 20 lux,* la période de latence diminue à nouveau. Elle passe par un minimum m pour E = 35 lux chez les Criquets des quatre premiers stades larvaires, E = 50 lux chez ceux du 5e stade et les adultes mâles (quel que soit leur état de maturité sexuelle), et pour E = 185 lux chez les adultes femelles non mûres.

4° *Au-delà de 35, 50 ou 185 lux,* selon les stades et en éclairement croissant, apparaît un phénomène de *photo-inhibition.* La période de

latence augmente très rapidement et, au-dessus de 2 000 lux, il est possible de provoquer une immobilisation très prolongée des Criquets. Dans ces conditions, les tests ne peuvent être que qualitatifs car les valeurs mesurées varient de 1 à 20 selon les individus. *Il n'y a jamais renversement du sens de la réaction phototropique.* L'intensité lumineuse pour laquelle se produit ce renversement (point de polarisation nulle, point de neutralité, photopréférendum, optimum d'éclairement selon les auteurs), très élevée chez *Locusta* ne peut être atteinte, de sorte que nous n'observons que des réactions photopositives. Il en est de même chez divers autres Acrididæ (Grassé, 1922, 1923; Sviridenko, 1924; Rubtzov, 1935; Kennedy, 1939).

D'après les valeurs indiquées ci-dessus la photo-inhibition se manifeste plus tardivement chez les adultes femelles que chez les imagos mâles et les larves du 5e stade, et surtout que chez les larves des autres stades.

Remarques. — De par les valeurs des éclairements pour lesquels la période de latence est maximale M, puis minimale m, le comportement des larves du 5e stade s'apparente plus à celui des imagos mâles qu'à celui des autres larves.

Pour les diverses intensités lumineuses envisagées, nous constatons à nouveau que la photopositivité du *Locusta* diminue au cours de sa vie et qu'après la mue imaginale les femelles sont moins réactives que les mâles.

Le mode de variation de l'intensité des réactions phototropiques tel que nous venons de la décrire chez *Locusta* n'a jamais été observé chez d'autres Insectes. D'après Richard, il n'existe chez ces derniers que deux valeurs particulières de l'intensité lumineuse : « *le seuil de réaction S,* et *le point de polarisation nulle p..., les réactions sont positives du seuil jusqu'à la valeur p de l'éclairement pour laquelle on observe des réactions non polarisées...; au-dessus de ce point, les animaux sont photonégatifs* ». Rappelons cependant que la période de latence n'a jamais été l'objet d'une étude approfondie.

2° *Angle de polarisation et rapport de rectitude* (fig. 51 et 52).

A température constante (28° C), les variations du rapport de rectitude et de l'angle de polarisation sont identiques :

a) Les pistes des Criquets sont de plus en plus rectilignes et leur direction générale tend à se confondre avec celle des rayons lumineux (diminution du rapport de rectitude et de l'angle de polarisation) lorsque l'éclairement croît du seuil de réaction (0,1 lux) à une valeur E fonction de l'âge des animaux. Elle est de 35 lux chez les larves des quatre premiers stades, de 50 lux chez celles du 5e stade et les imagos mâles, et de 185 lux chez les adultes femelles. Les Criquets se rapprochent donc d'autant plus rapidement de la source lumineuse qu'elle est plus intense : augmentation de la vitesse apparente.

b) Pour des éclairements croissants et supérieurs aux valeurs ci-dessus, à partir desquelles se manifeste la *photo-inhibition*, le phéno-

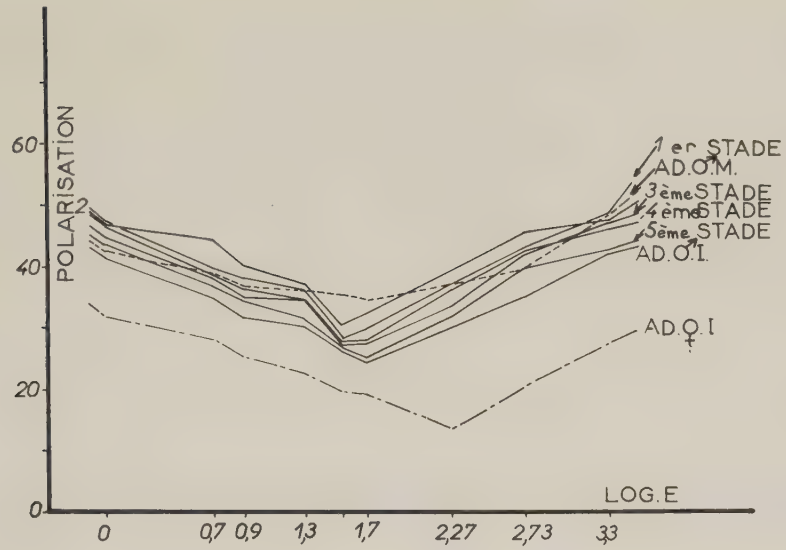


Fig. 51. — Variations de l'angle de polarisation en fonction de l'intensité lumineuse. Température ambiante : 28° C. En abscisse : logarithmes des éclairements; en ordonnée : angle de polarisation en degrés.

AD. ♂ I. : adultes mâles non mûrs; *AD. ♂ M.* : adultes mâles mûrs; *AD. ♀ I.* : adultes femelles non mûres.

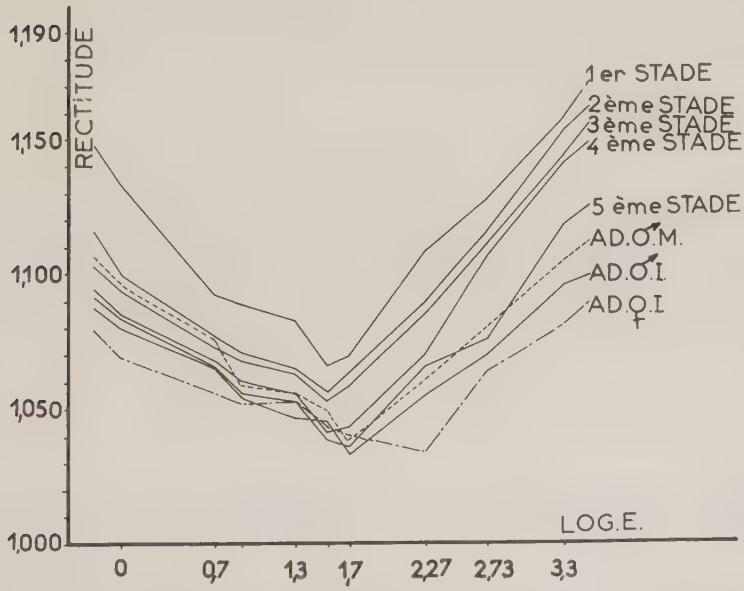


Fig. 52. — Variations du rapport de rectitude en fonction de l'intensité lumineuse. Température ambiante : 28° C. En abscisse : logarithmes des éclairements; en ordonnée : rapport de rectitude.

AD. ♂ I. : adultes mâles non mûrs; *AD. ♂ M.* : adultes mâles mûrs; *AD. ♀ I.* : adultes femelles non mûres.

mène s'inverse : augmentation du rapport de rectitude et de l'angle de polarisation, diminution de la vitesse apparente. Les pistes sont de plus en plus sinueuses et de nombreux animaux quittent la plage lumineuse. Ils se rapprochent néanmoins de la lampe, mais en demeurant à la limite de la zone d'ombre. L'axe du corps des Criquets, dont la progression s'effectue continuellement dans le faisceau de lumière, est fréquemment oblique par rapport à la direction générale de ce dernier, principalement pour E = 540 lux et E = 2 000 lux. *L'exposition à une intensité très élevée inhibe l'influence directrice de la lumière et amoindrit la réactivité sans qu'il y ait inversion du phototropisme.*

c) Pour les divers éclairements, nous constatons à nouveau que l'angle de polarisation et le rapport de rectitude diminuent durant le développement du Criquet migrateur. Chez les adultes, l'orientation des femelles est plus précise que celle des mâles.

Remarques. — Le mode de variation de la précision de l'orientation phototropique du Locuste, en fonction de l'intensité lumineuse, est assez exceptionnel car, chez de nombreux animaux, les trajets sont d'autant plus rectilignes que la lumière est plus intense. Cette règle est valable pour les Protozoaires et les Métazoaires (Davenport et Cannon; Engelmann, Goustard, Grassé, Grison, Herms, Mast, Nageli, Oltmanns, Richard, Rose, Strasburger, Verworn, Walter). J. Loeb déclare à ce sujet que le degré de tension des pistes peut servir à mesurer le phototropisme des animaux.

Dans quelques cas cependant, la précision de l'orientation, bien que fonction de l'intensité lumineuse, passe par un maximum comme chez *Locusta*. Ainsi les vols de *Schistocerca* sont peu orientés dans les zones de fortes illuminations (Rainey et Ashall, 1953); les déplacements des chenilles d'*Euproctis phæorrhea* ne sont rectilignes que pour des éclairements inférieurs à 300 lux (Labeyrie, 1948).

3° Vitesse réelle.

Les Locustes ne sont mobiles que pour des intensités lumineuses supérieures ou égales au seuil de réaction, pour lequel l'action photocinétique est d'emblée maximum. La vitesse réelle est en effet indépendante de l'éclairement, quel que soit l'âge, le sexe ou l'état physiologique des animaux. Les mesures effectuées aux divers éclairements permettent le calcul des moyennes présentées ci-dessous en centimètres par seconde :

Température	1er stade	2e stade	3e stade	4e stade	5e stade	Adultes ♂ non mûrs	Adultes ♂ mûrs	Adultes ♀ non mûres
18° C	0,658	0,969	1,275	1,452	1,549	1,690	1,665	1,894
22° C	1,140	1,383	1,422	1,741	1,896	2,272	2,083	2,393
28° C	1,450	2,081	2,193	2,551	3,014	3,256	2,663	3,409
35° C	1,794	2,316	3,138	3,572	4,409	5,315	4,686	5,698

On note cependant une légère diminution de la vitesse de progression des Criquets qui, pour E = 2 000 lux, se rapprochent de la lampe en marchant « en crabe ».

Remarques. — Il est assez rare que la vitesse soit indépendante de l'intensité lumineuse. Ce fait n'a été signalé que chez quelques Protozoaires (Nageli et Strasburger, 1878; Pearl et Cole, 1901; Desroches, 1912; Holmes, 1903), certains Isopodes (Abbot, 1918) et chez *Vanessa antiopa* (Dolley, 1917). Généralement, elle croît avec l'intensité lumineuse obéissant ainsi à la loi biologique universelle de Weber-Fechner (Loeb, 1890; Carpenter 1905; Herms, 1911; Moore et Cole, 1921; Cole, 1922; Richard, 1950; Grison, 1957; Goustard, 1958; Medioni, 1957-1961).

Résumé.

Pour des intensités supérieures ou égales au seuil de réaction, la lumière exerce sur les Criquets de tous âges une action photocinétique et déclenche une réaction phototaxique positive. Il n'y a jamais inversion.

— La vitesse de progression est indépendante de l'éclairement.

— La précision de l'orientation phototropique augmente lorsque l'éclairement croît du seuil de réaction à une valeur E fonction de l'âge des sujets (35 lux : larves des 4 premiers stades; 50 lux : larves du 5e stade et adultes mâles; 185 lux : adultes femelles). Elle diminue aux éclairements supérieurs à ces valeurs. L'exposition à une intensité élevée inhibe l'influence directrice de la lumière.

— La réactivité phototropique est extrêmement fluctuante. La courbe exprimant les variations de la période de latence en fonction de l'intensité lumineuse a toujours la forme d'un W, ce qui singularise les Acridiens. En particulier, la période de latence croît très rapidement pour les éclairements supérieurs aux valeurs indiquées ci-dessus. La réactivité est amoindrie sans qu'il y ait inversion du sens de la phototaxie. Cette *photo-inhibition* se manifeste plus tardivement chez les adultes femelles que chez les imagos mâles et les larves de 5e stade, et surtout que chez les larves des autres stades.

II. — VARIATIONS AVEC LA TEMPÉRATURE AMBIANTE

Une élévation de la température ambiante accélère les mouvements mais diminue la force de la tendance phototropique des Criquets (cf. Historique). Elle peut, chez d'autres Insectes, provoquer une inversion du sens des réactions à la lumière : Perttunen (1958, 1959; *Blastophagus*), Graham (1959; *Xyloterus*). Chez *Locusta migratoria*, les variations des caractéristiques du phototropisme en fonction de la température sont complexes.

1° La période de latence.

1° Pour chacune des neuf intensités lumineuses envisagées, la courbe exprimant les variations de la période de latence en fonction de la température a, quel que soit l'âge ou l'état physiologique des Criquets, la forme d'un W (fig. 53 et 54). Nous pouvons la décomposer en quatre portions :

a) Aux températures inférieures à 18° C, les Locustes sont immobiles et indifférents à toute stimulation photique (période de latence infinie). Les premières réactions phototropiques se manifestent vers 18° C et de façon très impérieuse puisque, de toutes les mesures effectuées, c'est pour cette température que la période de latence est la plus faible.

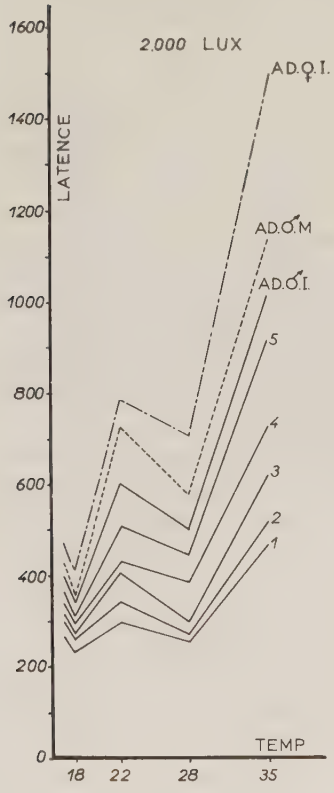


Fig. 53. — Variations de la période de latence (en ordonnée) en fonction de la température (en abscisse).
AD. ♂ I. : adultes mâles non mûrs; *AD. ♂ M.* : adultes mâles mûrs; *AD. ♀ I.* : adultes femelles non mûres.

b) De 18 à 22° C la période de latence croît avec la température, ce qui indique un affaiblissement de la photoréactivité.

c) Lorsque la température croît de 22 à 28° C la période de latence diminue, mais prend à 28° C une valeur supérieure à celle mesurée à 18° C.

d) De 28 à 35° C l'intensité des réactions phototropiques diminue à nouveau et la période de latence augmente très rapidement. Vers 35° C les Criquets s'immobilisent et s'avèrent indifférents à la lumière quelle que soit son intensité. On n'observe jamais d'inversion du sens de la réaction phototropique. Il est donc possible de parler d'une *thermo-inhibition* se manifestant à partir de 28° C. *L'exposition aux températures élevées, tout comme aux fortes intensités lumineuses, amoindrit la réactivité sans qu'il y ait inversion du phototropisme.*

2° Que ce soit à 18, 22, 28 ou 35° C, le mode de variation de la période de latence en fonction de l'éclairement est sensiblement constant et se traduit toujours par une courbe en forme de W identique à celle

étudiée au chapitre précédent (fig. 55, 56 et 57). Mais les éclairements correspondant aux points particuliers M et m dépendent de la température ambiante.

a) L'éclairement à partir duquel se manifeste la photo-inhibition est d'autant plus faible que la température ambiante est plus élevée.

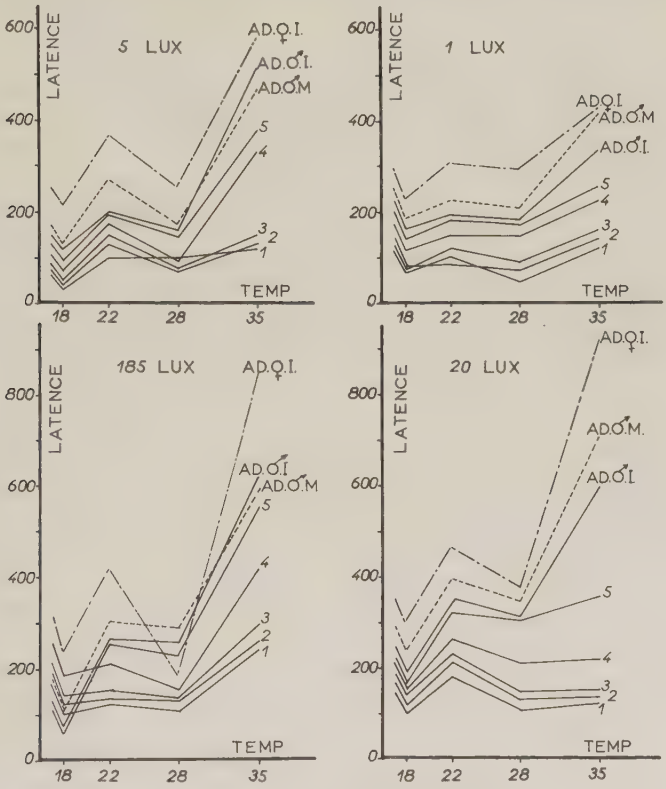


Fig. 54. — Variations de la période de latence (en ordonnée) en fonction de la température (en abscisse).
Mêmes légendes que pour la figure 53.

Tableau V. — Valeurs des éclairements (en lux) a partir desquels se produit la photo-inhibition

Stades	Températures			
	18° C	22° C	28° C	35° C
1er au 4e stade	150	150	35	20
5e stade et adultes ♂	185	185	50	35
Adultes ♀ non mûres	540	540	185	50

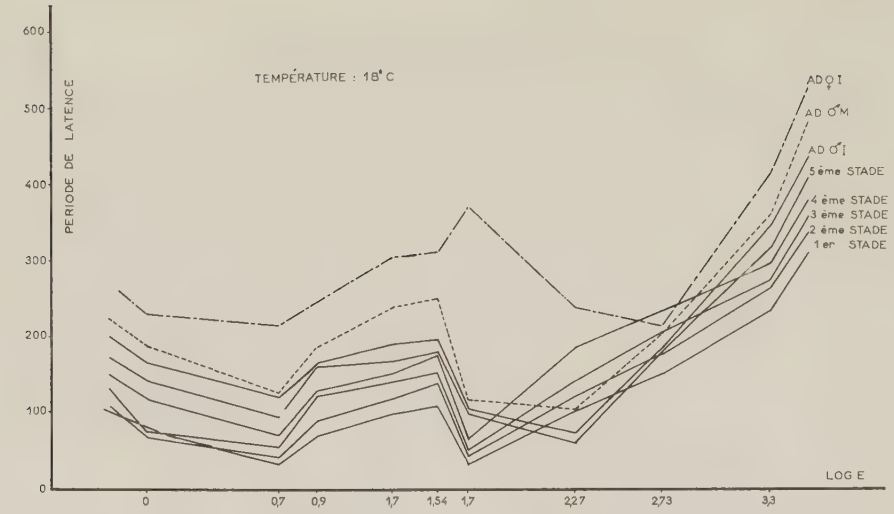


Fig. 55. — Variations de la période de latence en fonction de l'intensité lumineuse. Température ambiante : 18° C. En abscisse : logarithmes des éclairements; en ordonnée : période de latence.

AD. ♂ I. : adultes mâles non mûrs; *AD. ♂ M. :* adultes mâles mûrs; *AD. ♀ I. :* adultes femelles non mûres.

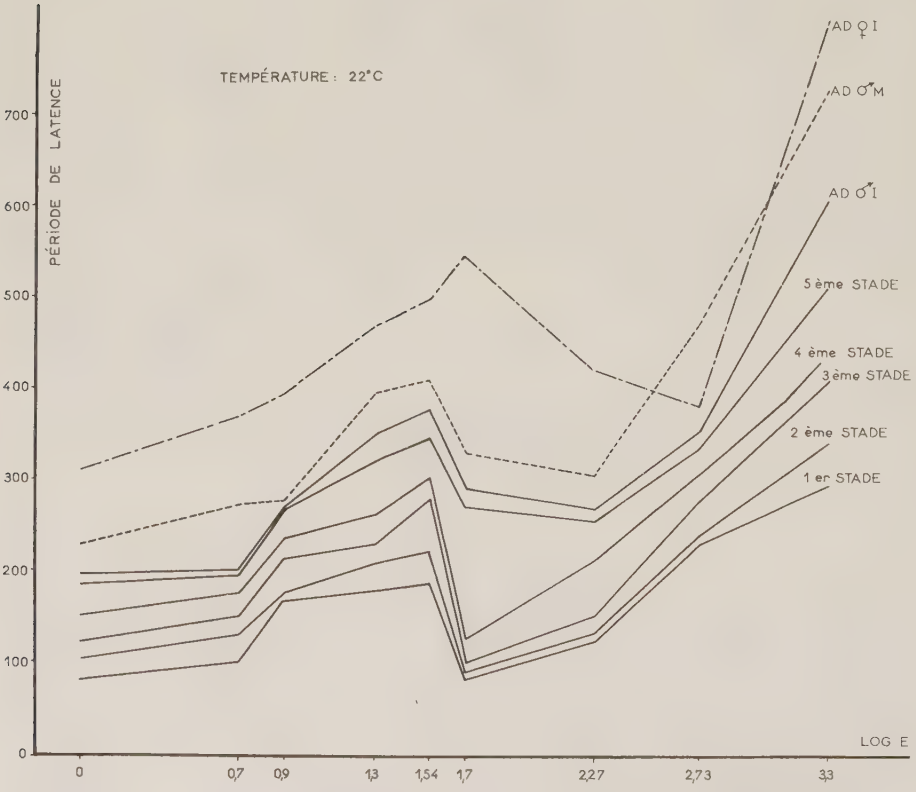


Fig. 56. — Variations de la période de latence en fonction de l'intensité lumineuse. Température ambiante : 22° C. En abscisse : logarithmes des éclairements; en ordonnée : période de latence.

AD. ♂ I. : adultes mâles non mûrs; *AD. ♂ M. :* adultes mâles mûrs; *AD. ♀ I. :* adultes femelles non mûres.

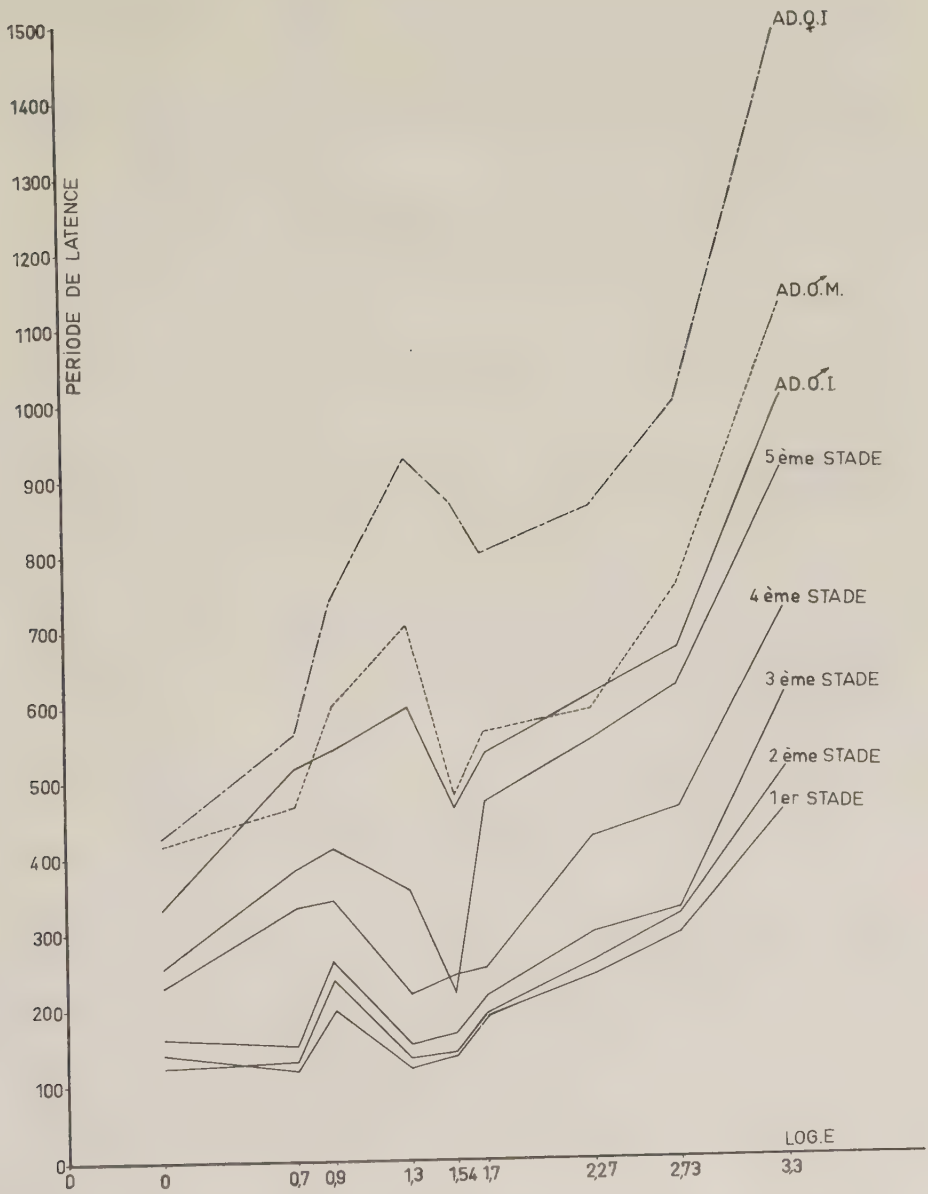


Fig. 57. — Variations de la période de latence en fonction de l'intensité lumineuse. Température ambiante : 35° C. En abscisse : logarithmes des éclairements; en ordonnée : période de latence.

AD. ♂ I. : adultes mâles non mûrs; *AD. ♂ M.* : adultes mâles mûrs; *AD. ♀ I.* : adultes femelles non mûres.

— La photo-inhibition se manifeste plus tardivement chez les adultes femelles que chez les adultes mâles et les larves. Leur sensibilité à la lumière est donc moins grande.

b) Les valeurs des éclairements pour lesquels la période de latence prend une valeur maximum M sont d'autant plus faibles que la température ambiante est plus élevée.

Tableau VI. — Valeurs des éclairements (en lux) pour lesquels la période de latence est maximum

Stades	Températures			
	18° C	22° C	28° C	35° C
1er au 5e stade	35	35	20	8
Adultes ♂ non mûrs et mûrs.	35	35	20	20
Adultes ♀ non mûres	50	50	20	20

c) Notons que la première partie des courbes (diminution de la période de latence lorsque l'éclairement croît du seuil de réaction à E = 5 lux) n'existe ni à 22° C ni à 35° C, ce que nous interpréterons ultérieurement.

2° Angle de polarisation et rapport de rectitude.

1° Le rapport de rectitude et l'angle de polarisation augmentent lorsque, à intensité lumineuse constante, la température ambiante s'élève de 18 à 35° C (fig. 58 à 63).

Pour cette dernière température, les pistes sont très sinueuses et leur direction générale diffère beaucoup de celle des rayons lumineux. Aussi de nombreux Criquets, et principalement des larves, quittent-ils momentanément la plage lumineuse. Ils progressent ensuite en direction de la lampe en se maintenant à la limite des zones d'ombre et de lumière. Quant aux Criquets qui demeurent dans le faisceau lumineux, ils marchent « en crabe » vers cette lampe ainsi que nous l'avions signalé à 28° C pour E = 540 lux et 2 000 lux. Ce comportement n'apparaît jamais à 18 et 22° C.

2° Pour chacune des quatre températures envisagées, angle de polarisation et rapport de rectitude diminuent lorsque l'éclairement croît du seuil de réaction à la valeur E pour laquelle se manifeste la photo-inhibition. Elle dépend de l'âge des sujets et de la température ambiante ainsi que nous l'avons constaté lors de l'étude des variations de la

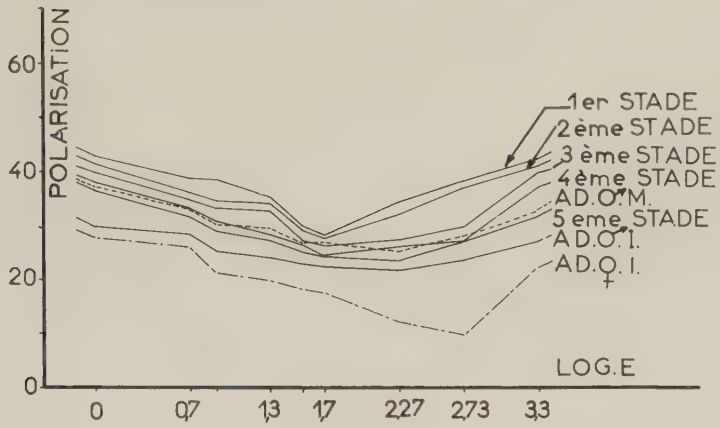


Fig. 58. — Variations de l'angle de polarisation en fonction de l'intensité lumineuse. Température ambiante : 18° C. En abscisse : logarithmes des éclairements; en ordonnée : angle de polarisation en degrés.

AD. ♂ I. : adultes mâles non mûrs; *AD. ♂ M. :* adultes mâles mûrs; *AD. ♀ I. :* adultes femelles non mûres.

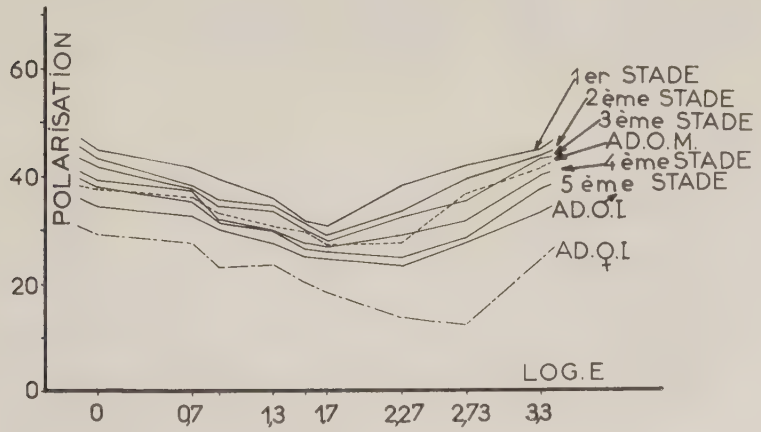


Fig. 59. — Variations de l'angle de polarisation en fonction de l'intensité lumineuse. Température ambiante : 22° C. En abscisse : logarithmes des éclairements; en ordonnée : angle de polarisation en degrés.

AD. ♂ I. : adultes mâles non mûrs; *AD. ♂ M. :* adultes mâles mûrs; *AD. ♀ I. :* adultes femelles non mûres.

période de latence (cf. tableau VII). Pour des éclairements croissants et supérieurs à cette valeur, angle de polarisation et rapport de rectitude augmentent.

Nous pouvons en conclure que *l'exposition à des températures élevées et à de fortes intensités lumineuses inhibe l'influence directrice de la lumière.*

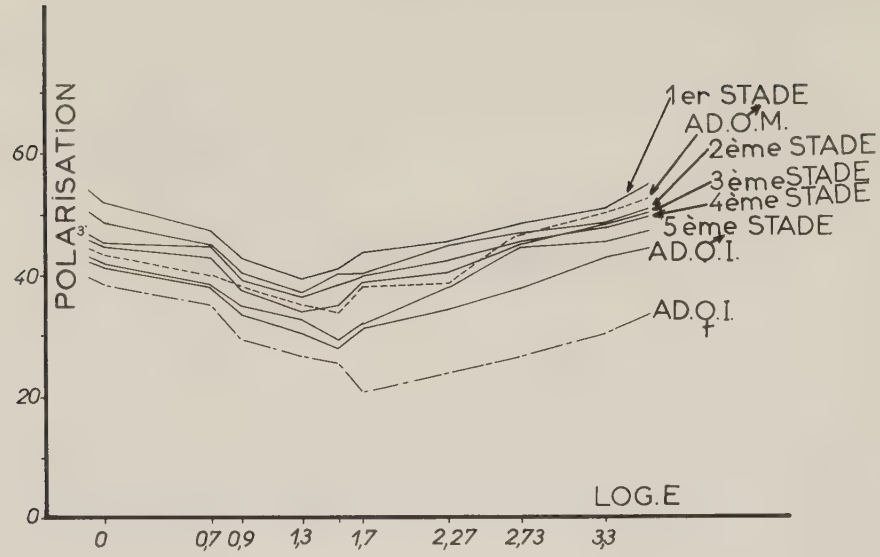


Fig. 60. — Variations de l'angle de polarisation en fonction de l'intensité lumineuse. Température ambiante : 35° C. En abscisse : logarithmes des éclairements; en ordonnée : angle de polarisation en degrés.

AD. ♂ I. : adultes mâles non mûrs; *AD. ♂ M. :* adultes mâles mûrs; *AD. ♀ I. :* adultes femelles non mûres.

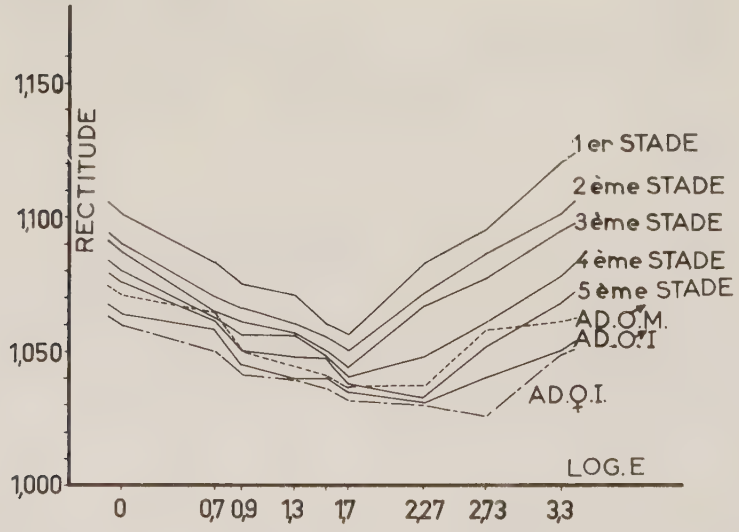


Fig. 61. — Variations du rapport de rectitude en fonction de l'intensité lumineuse. Température ambiante : 18° C. En abscisse : logarithmes des éclairements; en ordonnée : rapport de rectitude.

AD. ♂ I. : adultes mâles non mûrs; *AD. ♂ M. :* adultes mâles mûrs; *AD. ♀ I. :* adultes femelles non mûres.

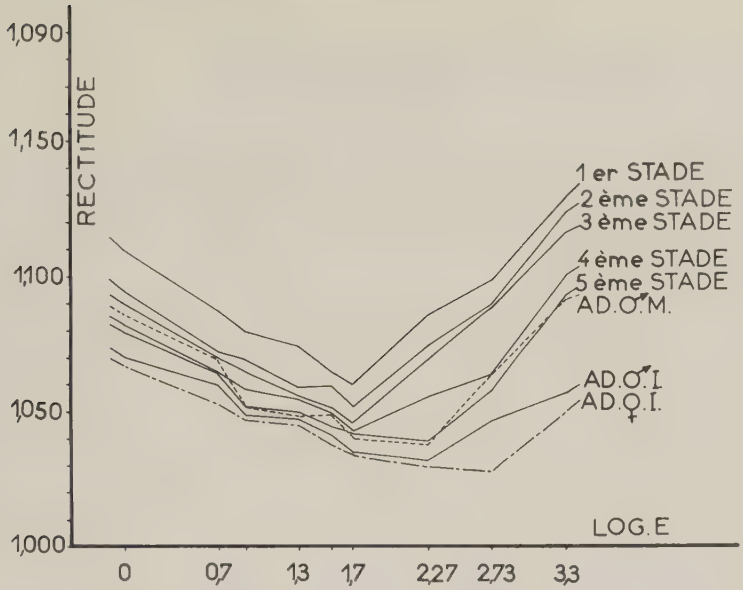


FIG. 62. — Variations du rapport de rectitude en fonction de l'intensité lumineuse. Température ambiante : 22° C. En abscisse : logarithmes des éclairements; en ordonnée : rapport de rectitude.

AD. ♂ I. : adultes mâles non mûrs; *AD. ♂ M. :* adultes mâles mûrs; *AD. ♀ I. :* adultes femelles non mûres.

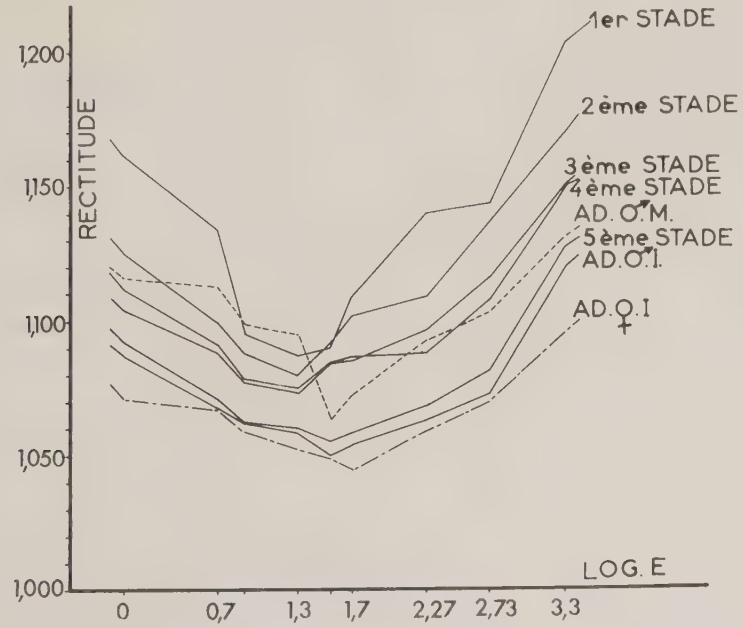


FIG. 63. — Variations du rapport de rectitude en fonction de l'intensité lumineuse Température ambiante : 35° C. En abscisse : logarithmes des éclairements; en ordonnée : rapport de rectitude.

AD. ♂ I. : adultes mâles non mûrs; *AD. ♂ M. :* adultes mâles mûrs; *AD. ♀ I.* adultes femelles non mûres.

3° Vitesse réelle.

Si la vitesse réelle est indépendante de l'éclairement, elle augmente avec la température. Elle semble directement liée à l'activité métabolique des Criquets, car le calcul du Q 10 donne des valeurs voisines de 2 (comprises entre 1,6 et 2,3) conformément à la loi de Wan t'Hoff.

Remarque. — Il existe une étroite corrélation entre les températures qui conditionnent la réactivité phototropique des Locustes et celles qui déterminent, sur le terrain, les principales phases de leur comportement.

Dans la nature, les Acridiens ont un cycle journalier d'activité : marche ou migration, repos sur les perchoirs, arrêts dans les zones ensoleillées ou à l'ombre de la végétation dont l'ordonnance est conditionnée par des facteurs intrinsèques (âge, mues, maturité sexuelle), mais surtout par la température ambiante. Ce cycle, décrit par Uvarov (1928) puis Rubtzov (1937), a donné lieu à une telle profusion de mesures que nous connaissons avec une assez grande précision les températures déterminant telle ou telle activité. Vers 6 heures du matin, à l'aurore, les Criquets sont immobiles tant que la température de l'air est inférieure à 15° C (Kiritchenko, 1926; J. de Lepiney, 1930; J. S. Kennedy, 1939; Descamps, 1962). Les premiers mouvements apparaissent vers 6 h 30 et consistent en une lente ascension vers l'extrémité des végétaux sur lesquels les Criquets ont passé la nuit. La température de l'air est alors de 15 à 18° C. La luminosité ambiante croît progressivement avec le lever du soleil, de sorte que pour les écologistes cette ascension est due à une action cinétique de la lumière (J. de Lepiney, 1930-III; Kennedy, 1939; Chapmann, 1959; Waloff, 1962). Les Criquets s'immobilisent à l'extrémité des plantes et s'orientent perpendiculairement aux rayons solaires.

Ils quittent les perchoirs entre 8 et 11 heures et gagnent les zones dénudées où ils se groupent et se chauffent au soleil (« Basking-groups »). La température ambiante est alors de 20-22° C (Nicholsky, 1911; Predtechenskii, 1935; Kennedy, 1939; Labeyrie et Pons, 1950; Chapmann, 1955, 1959). Les « Basking-groups » persistent chez *Locusta* tant que la température de l'air est inférieure à 28° C (Fraenkel, 1929; Allan, 1933; Ellis et Ashall, 1957). Leur durée est donc extrêmement variable, car elle dépend des conditions atmosphériques (vent, nuages, hygrométrie). Entre 28 et 35° C les Criquets se déplacent en marchant ou en volant (Kiritchenko, 1926; Bodenheimer, 1930; J. de Lepiney, 1930; Olsuf'ev, 1930; Predtechenskii, 1935; Hussein, 1937; Volkonsky, 1939; Kahn, 1945; Gunn, Perry, Seymour, Telford, Wright, Yeo, 1945; Chauvin, 1947; Johnston et Buxton, 1949; Kennedy, 1951; Ellis, 1951; Vuillaume, 1953; Ellis et Ashall, 1957; Rainey, Waloff, Burnet, 1957; Chapmann, 1959; Decamps, 1962). Ces déplacements cessent et les Insectes se réfugient à l'ombre de la végétation vers 35° C.

Le soleil est alors au zénith. L'après-midi, selon les conditions thermiques, ils peuvent reprendre leurs migrations ou reformer les « Basking-groups ». Entre 16 et 18 heures les Criquets grimpent dans la végétation, se perchent et se nourrissent.

Nos températures expérimentales sont bien choisies car elles correspondent exactement à celles qui conditionnent l'activité spontanée des Locustes. En effet, si nous comparons ces données à nos résultats expérimentaux nous constatons que :

1° Aux températures inférieures à 18° C, les Criquets sont inactifs et ne répondent pas à la stimulation lumineuse.

2° A 18° C, s'ils se déplacent lentement, leur réactivité phototropique est intense. Dans la nature ils grimpent vers l'extrémité des végétaux qui émerge seule de l'ombre (action photocinétique et phototaxique).

3° A 22° C, les Criquets forment les « Basking-groups ». Ils sont immobiles et indifférents aux agents extérieurs. A cette température leur réactivité phototropique est amoindrie (augmentation de la période de latence).

4° A 28° C, l'activité reprend et les *Locustas* sont à nouveau sensibles à la lumière dans nos conditions expérimentales.

5° A 35° C, l'activité migratrice cesse et les Criquets ne réagissent pas au stimulus lumineux (période de latence très élevée).

Résumé.

La température conditionne l'activité et l'intensité des réactions phototropiques des Criquets. C'est ainsi que les Locustes sont inactifs en deçà de 18° C et au-delà de 35° C. Entre 18° C et 35° C :

— *La vitesse* de progression augmente avec la température, conformément à la loi de Wan t'Hoff.

— *La précision* de l'orientation phototropique diminue quand la température augmente. L'exposition aux températures élevées inhibe l'influence directrice de la lumière.

— *La réactivité phototropique* est extrêmement variable puisque les Criquets sont plus réactifs à 18° C et 28° C qu'à 22° C, et surtout 35° C. Entre 28 et 35° C, la thermo-inhibition se traduit par un accroissement rapide de la période de latence. L'exposition aux températures élevées amoindrit la réactivité sans qu'il y ait inversion du phototropisme.

— L'éclairement à partir duquel se manifeste la photo-inhibition est d'autant plus faible que la température ambiante est plus élevée.

— Il existe d'étroites corrélations entre les températures qui conditionnent la réactivité phototropique des Locustes et celles qui déterminent, sur le terrain, les principales phases de leur comportement.

TROISIÈME PARTIE

LES BASES SENSORIELLES DU COMPORTEMENT PHOTOTROPIQUE DU CRIQUET MIGRATEUR

CHAPITRE VII

ROLE DES OCELLES FRONTAUX

Les premières recherches relatives au rôle des ocelles frontaux dans le comportement phototropique et la vision des Insectes furent entreprises par Johannes Müller (1826), mais sans succès. Même insuccès de Plateau (1887-1888) qui, néanmoins, mit à la mode la technique du vernissage couramment utilisée depuis lors. A la suite de ces auteurs, les fonctions attribuées aux ocelles dorsaux furent des plus diverses.

Dans un premier temps, on en fit des *organes de la vision* : vision stéréoscopique (Lowne, 1870); vision des objets éloignés (Koble, 1893; Hesse, 1908; Link, 1909 *a et b*) ou vision des objets rapprochés (Lowne, 1870; Lubbock, 1889; Müller, 1826). Mais Homann (1924) et Cornwell (1955) montrent que les ocelles sont incapables de percevoir nettement des objets, car les images qu'ils en fournissent se forment loin en arrière de leur rétine. L'unanimité est désormais faite pour n'attribuer aux ocelles aucun rôle dans la vision.

On admet plus couramment que les ocelles sont les *organes de la stimulation photocinétique* et les travaux qui le confirment sont nombreux. Signalons les recherches sur l'Abeille (Bozler, 1925, 1926; Goetze, 1927; Müller, 1931), les Bourdons (Schremmer, 1949), *Calo-*

termes flavicollis (Richard, 1950), *Drosophila melanogaster* (Medioni 1959, 1961), *Locusta migratoria* (Parry, 1947; Cassier, 1960), *Drosophila melanogaster, Raphigaster nebulosa* (Wolsky, 1930, 1931, 1933) et *Blatella germanica* (Goustard, 1958).

Le rôle des ocelles dans *l'orientation phototropique* est beaucoup plus controversé. Il est nié par Volkonsky (1939) qui démontra que chez les Acridiens les ocelles n'intervenaient pas dans la réorientation immobile *(photo-akinèse)*, par Viaud (1948) et par Cornwell (1955). D'autres auteurs lui attribuent un certain crédit : von Hesse (1920), Homann (1924), Bozler (1925), Brandt (1937), Goustard (1955), Müller (1931), Medioni (1959). Si ces deux derniers auteurs mettent en évidence l'intervention des ocelles dans l'orientation phototropique, ils pensent néanmoins que cette fonction est normalement assurée par les yeux composés, le rôle des ocelles n'étant que potentiel.

Les ocelles pourraient également fonctionner comme des *indicateurs de la luminosité et de ses variations rapides* : Lowne (1879), Lubbock (1889), Homann (1924), Wolsky (1933), Parry (1947), Hoyle (1955), Autrum et Metschl (1961). Pour Wellington (1953), ils seraient sensibles *aux modifications du plan de polarisation de la lumière.*

L'électrophysiologie apporte des indications précieuses quant à la physiologie ocellaire. Les nerfs ocellaires du *Locusta* sont parcourus par des influx nerveux se propageant jusqu'au cerveau lorsque les ocelles sont illuminés (Parry, 1947) ou obscurcis (Hoyle, 1955) (« effet-on » et « effet-off »). De plus, ce dernier auteur met en évidence une décharge continue d'influx à l'obscurité. Il pense que, de la sorte, l'ocelle agit sur le cerveau en dépolarisant une « *certaine région* » : centre. Cette hypothèse fut également formulée par Wolsky : « *Les ocelles semblent préparer le système nerveux à la réception d'un stimulus par des organes plus spécifiques* » (yeux composés par exemple), ainsi que par Autrum et Metschl. Ruck (1954, 1957, 1958, 1961), sur *Periplaneta americana, Blaberus craniifer, Apis mellifera, Pachydiplax longipennis, Phormia regina* et *Melanoplus bivittatus,* confirme les vues de Hoyle. L'ensemble de ses travaux peut se résumer de la manière suivante (cité d'après Roeder, 1963) : « *L'illumination d'un ocelle stimule les cellules réceptrices et provoque la naissance d'influx nerveux dans leurs courts axones. Ces influx arrivent à l'extrémité des cellules réceptrices et inhibent les décharges endogènes qui, prenant naissance dans les extrémités distales des fibres du nerf ocellaire, sont transmises au cerveau. Ces influx spontanés diminuent ou cessent entièrement quand l'ocelle est éclairé. Une illumination continue provoque l'adaptation des cellules réceptrices, de sorte que les influx spontanés échappent partiellement à l'inhibition.* »

Retenons qu'il *existe, au niveau de l'ocelle, un système excitateur et un système inhibiteur sans corrélation apparente avec le comportement des Insectes.*

En 1958, Ruck et Goldsmith entreprennent une étude de la sensi-

bilité spectrale de l'ocelle et mettent en évidence un maximum de sensibilité pour $\lambda = 490$ µ chez *Apis* et $\lambda = 500$ µ chez *Periplaneta americana*.

Nous avons voulu apporter notre contribution à l'édifice commun en étudiant le rôle des ocelles dans le comportement phototropique du Criquet migrateur. Dans ce but, les ocelles sont recouverts de deux couches de vernis parfaitement opaque aux radiations du spectre visible. L'intégrité de cet écran est vérifiée après chaque épreuve. Toutes les expériences ont lieu à 28° C pour E = 50 lux.

Résultats (Tableau VII).

1° *En conditions physiques constantes, le vernissage des ocelles provoque une diminution de la réactivité phototropique et de l'état tonique des Criquets :* augmentation de la période de latence, diminution des vitesses réelle et apparente. Ces effets sont d'autant plus marqués que le nombre des ocelles vernis est plus élevé. Le vernissage des trois ocelles entraîne une immobilisation définitive des Insectes. Notons que, bien qu'indépendante de l'éclairement, la vitesse réelle diminue après interception, même partielle, de la lumière excitant les ocelles.

Tableau VII. — Influence du vernissage des ocelles sur caractéristiques du phototropisme de *Locusta migratoria migratorioides* (R. et F.)

Stade	Nature du vernissage	Période de latence (en sec.)	Rapport de rectitude	Angle de polarisation (en degrés)	Vitesse réelle (cm/s)	Vitesse apparente (cm/s)
5e stade.	Témoins	86,30	1,037	25,50	3,056	2,947
	Ocelle G	153,65	1,039	26,40	2,875	2,767
	Ocelle M	200,05	1,039	23,45	2,520	2,425
	Ocelles G + M .	293,70	1,043	26,70	2,213	2,121
	Ocelles G + D .	243,65	1,039	25,00	2,430	2,338
	3 ocelles	∞	—	—	0	0
Adultes ♂ non mûrs.	Témoins	144,50	1,032	24,00	3,472	3,364
	Ocelle G	274,20	1,033	23,20	2,927	2,833
	Ocelle M	295,20	1,034	23,80	2,600	2,517
	Ocelles G + M .	454,75	1,034	24,10	2,522	2,439
	Ocelles D + G .	395,80	1,033	23,80	2,567	2,485
	3 ocelles	∞	—	—	0	0

G : gauche; D : droit; M : médian.

2° *L'ocelle médian a un rôle prépondérant* car les modifications dues à son vernissage sont plus marquées que celles dues au vernissage d'un ocelle latéral. De même, elles sont plus marquées après oblitération d'un ocelle latéral et de l'ocelle médian qu'après oblitération des deux

ocelles latéraux. Cette primauté correspond à des rapports anatomiques particuliers (Viallanes, 1887) : « *horizontal au sortir du ganglion ocellaire, le nerf ocellaire médian gagne la face antérieure du protocérébron... Dans le protocérébron, sous la couche des cellules ganglionnaires, il se divise en deux rameaux longtemps parallèles entre eux, puis qui se séparent brusquement... pour regagner chacun le tubercule ocellaire atteint également par le nerf ocellaire latéral correspondant.* » De par cette dualité structurale, l'ocelle médian peut modifier l'excitabilité des deux centres ocellaires, alors que chaque ocelle latéral n'en contrôle qu'un seul.

3° Pour E = 50 lux, le vernissage des ocelles ne modifie pas l'angle de polarisation et le rapport de rectitude. Mais cette observation n'est valable que pour cet éclairement ainsi que l'indiquent les données du tableau ci-dessous et les figures 65 et 67.

Tableau VIII. — Influence du vernissage de l'ocelle médian sur la précision de l'orientation phototropique de *Locusta migratoria migratorioides*

Eclairements (en lux)	5e stade				Adultes mâles non mûrs			
	Témoins		*Ocelle médian vernis*		*Témoins*		*Ocelle médian vernis*	
	Rapport de rectitude	Angle de polarisation en degrés	Rapport de rectitude	Angle de polarisation en degrés	Rapport de rectitude	Angle de polarisation en degrés	Rapport de rectitude	Angle de polarisation en degrés
2 000	1,116	44,55	1,045	23,40	1,096	42,50	1,039	20,95
540	1,076	40,00	1,052	24,55	1,066	36,00	1,050	22,50
185	1,066	32,10	1,055	26,20	1,051	32,10	1,052	25,25
50	1,037	25,50	1,039	26,45	1,032	24,00	1,034	23,80
20	1,053	32,00	1,056	32,73	1,047	30,30	1,050	32,10
8	1,055	34,60	1,065	34,14	1,054	31,80	1,059	32,30
5	1,066	37,50	1,081	37,50	1,066	35,60	1,070	35,41
1	1,084	43,75	1,095	47,50	1,080	41,50	1,085	42,70

Nous avons verni l'ocelle médian car, dans ces conditions, les Criquets restent actifs et leur symétrie perceptive est respectée.

Pour des éclairements inférieurs à 50 lux, le vernissage de l'ocelle médian entraîne une augmentation du rapport de rectitude et de l'angle de polarisation.

Pour des éclairements supérieurs à 50 lux, ces deux paramètres diminuent, indiquant une meilleure orientation phototropique.

Pour E = 50 lux, le vernissage est sans effet ainsi que nous le constations précédemment.

Ces effets ne sont pas directs, mais résultent des modifications de

l'excitabilité générale des Criquets sous l'influence du vernissage des ocelles. C'est ce que nous verrons au chapitre suivant.

Chez *Locusta migratoria*, les ocelles sont donc des organes dynamogéniques qui conditionnent la photocinèse et l'excitabilité générale. Leur rôle dans l'orientation phototropique n'est que potentiel.

Résumé.

Les ocelles frontaux du Criquet migrateur sont essentiellement des « organes de stimulation ». Leur vernissage provoque une augmentation de la période de latence, une diminution de la vitesse et même une immobilisation durable des sujets. Ces effets sont directement proportionnels au nombre des ocelles vernis. L'ocelle médian joue un rôle prépondérant.

— Bien que le vernissage des ocelles puisse, dans certaines conditions, modifier le rapport de rectitude et l'angle de polarisation, l'orientation phototropique dépend normalement des yeux composés, le rôle des ocelles n'étant que potentiel.

CHAPITRE VIII

LES OCELLES ET LA PHOTO-INHIBITION

1°. Hypothèse préliminaire.

Quel que soit l'âge des Criquets ou la température à laquelle se font les expériences, les courbes traduisant les variations de la période de latence en fonction de l'intensité lumineuse ont la forme d'un W (deuxième partie, § VI).

Ces courbes complexes traduisent la superposition de deux phénomènes que nous nous proposons de dissocier théoriquement, puis expérimentalement. Ainsi, à 28° C et dans le cas des larves du 5e stade ou des adultes mâles non mûrs (fig. 50), nous aurions (fig. 64).

a) *Diminution progressive de la période de latence pour des intensités lumineuses croissantes mais supérieures au seuil de réaction.* La courbe traduisant cette variation (loi de Weber-Fechner) est de type hyperbolique. Elle admet pour asymptotes, d'une part, une parallèle à l'axe des ordonnées passant par la valeur de l'éclairement au seuil de réaction pour lequel la période de latence est infinie, et, d'autre part, l'axe des abscisses, car pour de fortes intensités lumineuses la période de latence tend vers zéro conformément à la loi précédemment citée. Ce premier phénomène correspond à un *phototropisme vrai.*

b) *Augmentation de la période de latence avec l'intensité lumineuse.* A ce second phénomène correspond la photo-inhibition déjà évoquée. La courbe l'exprimant est de type hyperbolique. Elle admet pour asymptotes l'axe des abscisses (photo-inhibition nulle aux faibles intensités lumineuses) et une parallèle à l'axe des ordonnées. Cette seconde asymptote passe par la valeur de l'éclairement au *point de polarisation nulle,* pour lequel se produit l'inversion du sens de la réaction phototropique. Cette valeur n'a pas été déterminée, car supérieure à 2 000 lux.

D'après cette hypothèse, il y a intrication constante du phototropisme vrai et de la photo-inhibition, mais l'un des deux phénomènes prédomine selon les valeurs de l'intensité lumineuse. Ainsi, aux faibles éclairements, le phototropisme vrai se manifeste alors qu'aux fortes lumières, c'est la photo-inhibition qui règle le comportement. A l'intersection des deux courbes, phototropisme vrai et photo-inhibition ont la même valeur. Les périodes de latence déterminées par chaque phénomène s'ajoutent. Cette sommation explique le ressaut constaté sur les figures 50-57-58 et 59, pour E = 20 lux.

Cette hypothèse préliminaire semble fondée, car de nombreux faits viennent l'étayer :

1° Au phototropisme vrai du *Locusta* correspond un accroissement de la réactivité et une augmentation de la précision de l'orientation phototropique, ce qui fut constaté chez d'autres animaux par divers auteurs : Carpenter, Davenport et Cannon, Engelmann, Goustard,

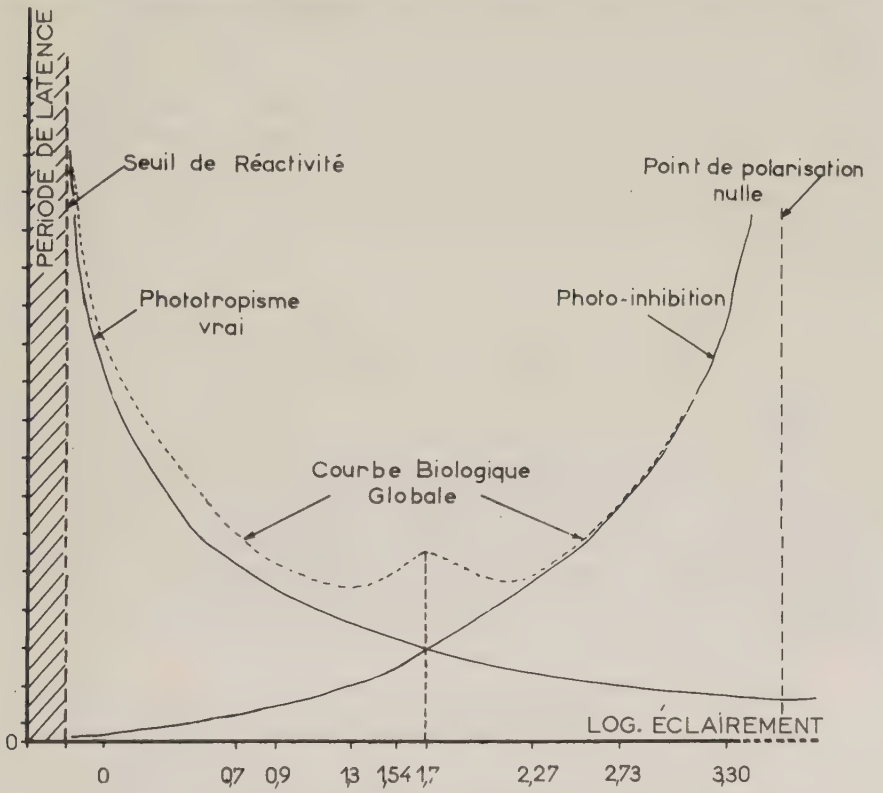


Fig. 64. — Variations de la période de latence en fonction de l'intensité lumineuse. Dissociation du phototropisme vrai et de la photo-inhibition (hypothèse).

Grassé, Grison, Herms, Loeb, Mast, Nageli, Oltmanns, Richard, Rose, etc.

2° A la photo-inhibition correspond, par contre, une diminution de la précision de l'orientation phototropique : augmentation du rapport de rectitude et de l'angle de polarisation.

3° Les phénomènes de photo-inhibition se traduisent généralement par une diminution de la vitesse des animaux phototropiques : Amibes (Mast, 1931), Planaires (Walter, 1907; Viaud, 1950), Daphnies (Viaud, 1938), Termites (Richard, 1950), Blattes (Goustard, 1955), Drosophiles (Medioni, 1961). Mais ce dernier auteur constate que, si les Drosophiles réagissent immédiatement aux intensités faibles ou moyennes, elles

présentent aux fortes lumières une période de latence initiale variant de 3 à 20 minutes. Ces périodes de latence étant très nettes dans les radiations violettes qui correspondent également au maximum de la sensibilité oculaire, il conclut : « *Les phénomènes de photo-inhibition doivent être attribués à une excitation excessive des yeux composés.* » Pour Goustard, la photo-inhibition est liée à une excitation excessive des récepteurs antérieurs, car elle ne se manifeste que pour les trajets positifs de la Blatte germanique.

Afin de vérifier notre hypothèse, nous avons cherché à éliminer l'un des deux phénomènes et tout particulièrement la photo-inhibition. Notre idée de départ fut la suivante : « Si la photo-inhibition est due à une excitation excessive des yeux composés ou des ocelles, il est possible de la supprimer en abaissant par vernissage partiel l'intensité du flux lumineux excitant l'une ou l'autre de ces deux catégories de récepteurs. »

2° Matériel et méthodes.

Le vernissage des yeux composés ou des ocelles est réalisé à l'aide d'un vernis noir à l'alcool, parfaitement opaque aux radiations du spectre visible, ou à l'aide d'un vernis « incolore » (Cutex) absorbant au niveau des récepteurs, sans la dénaturer 5 % de la lumière incidente contre 30 % pour le vernis dit « gris clair » (Cutex + noir de fumée). Ces vernis, appliqués à l'aide de baguettes de verre, ne doivent pas recouvrir les organes sensoriels adjacents (antennes notamment). L'intégrité de la couche de vernis est vérifiée après chaque expérience. Nous ne vernissons que l'ocelle médian ou les trois ocelles afin de respecter la symétrie perceptive des Locustes (5e stade et adultes ♂ non mûrs).

3° Résultats expérimentaux.

Le vernissage des yeux composés n'ayant aucune répercussion sur la réactivité du Criquet migrateur, la photo-inhibition doit résulter d'une excitation excessive des ocelles.

1° Influence du vernissage des ocelles sur la vitesse réelle (fig. 65). — Le vernissage des ocelles entraîne une diminution de la vitesse de déplacement des Criquets. Elle est d'autant plus importante que le nombre des ocelles vernis est plus grand et que le vernis les recouvrant laisse passer moins de lumière.

Les Criquets aux trois ocelles vernis sont inactifs pour des éclairements inférieurs à 50 lux si le vernis est incolore ou gris clair. S'il est opaque, ils le sont pour toutes les intensités lumineuses envisagées.

2° Influence du vernissage des ocelles sur le rapport de rectitude et l'angle de polarisation (fig. 66 et 67). — Aux éclairements inférieurs à

50 lux, le vernissage de l'ocelle médian provoque une faible augmentation du rapport de rectitude et de l'angle de polarisation, surtout si le vernis utilisé est opaque.

Pour E = 50 lux, ce même vernissage est sans effet, mais celui des trois ocelles entraîne une augmentation du rapport de rectitude et de

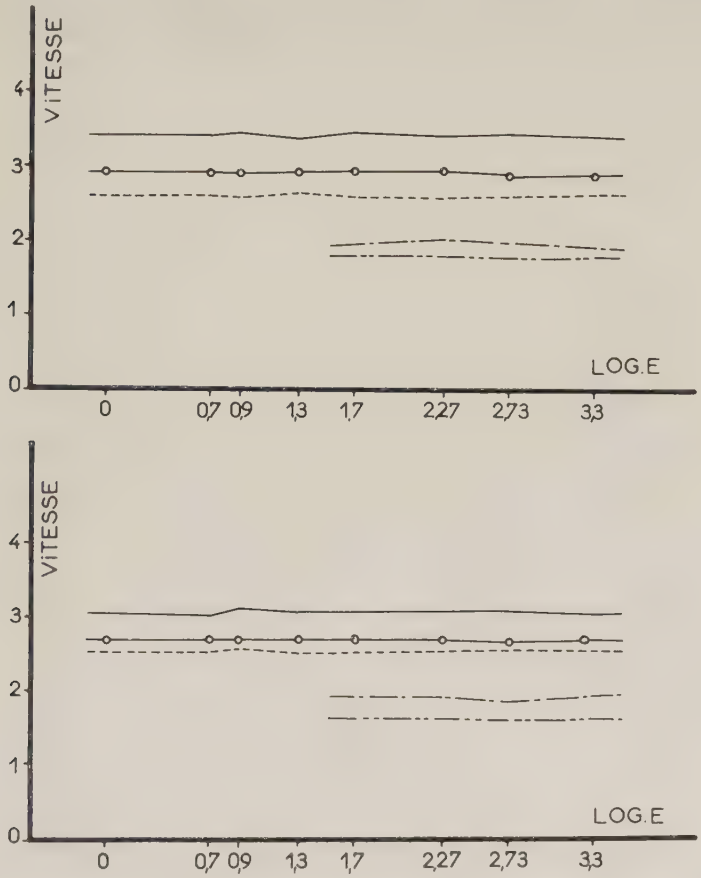


Fig. 65. — Influence du vernissage partiel des ocelles sur la vitesse réelle des larves du 5e stade (en haut) et des adultes mâles non mûrs (en bas). En abscisse : logarithmes des éclairements; en ordonnées : vitesse en cm/sec.
——— témoins; —o—o— ocelle médian + vernis incolore; ------ ocelle médian + vernis opaque; ——— 3 ocelles + vernis incolore; ——— 3 ocelles + vernis gris clair.

l'angle de polarisation d'autant plus importante que le vernis laisse filtrer moins de lumière.

Aux éclairements supérieurs à 50 lux, les deux paramètres sont modifiés, mais de façon variable, selon le type de vernissage. Celui de l'ocelle médian améliore l'orientation phototropique des Criquets, surtout si le vernis est opaque. Ce même vernis, appliqué aux trois ocelles, provoque une immobilisation définitive des Locustes alors que,

s'il s'agit des vernis gris et incolore, leur rapport de rectitude et leur angle de polarisation sont inférieurs à ceux des témoins. Aux forts éclairements l'orientation phototropique la plus précise est celle des sujets dont l'ocelle médian est recouvert de vernis opaque.

3° Influence du vernissage sur la période de latence (fig. 68). — Le vernissage des ocelles modifie profondément l'état d'excitation du système nerveux, et, en conséquence, la réactivité des Criquets.

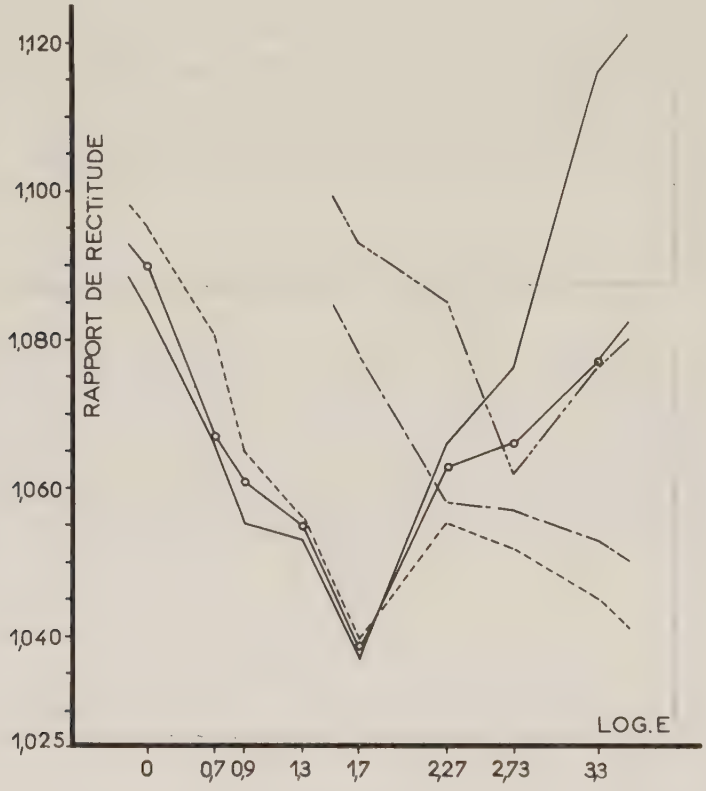


Fig. 66 *A*.

Fig. 66 *A* et *B*. — Influence du vernissage partiel des ocelles sur le rapport de rectitude des larves du 5e stade *(A)* et des adultes mâles non mûrs *(B)*. En abscisse : logarithmes des éclairements; en ordonnées : rapport de rectitude. Mêmes figurés que pour la figure 65.

Pour des éclairements inférieurs ou égaux à 50 lux, tout vernissage d'ocelle entraîne, comparativement aux témoins, une augmentation de la période de latence. Elle est d'autant plus importante que les ocelles vernis sont plus nombreux et que le vernis laisse filtrer moins de lumière. Mais nous retrouvons, aux valeurs près, le phénomène du phototropisme vrai. Après vernissage des trois ocelles, le comporte-

ment phototropique n'apparaît que pour des éclairements d'au moins 50 lux.

Pour des éclairements supérieurs à 50 lux : le vernissage des trois ocelles provoque une diminution de la période de latence. Elle est inférieure à celle des témoins à partir de E = 185 lux. Nous avons donc supprimé la *photo-inhibition* en abaissant par vernissage le niveau d'excitation des ocelles. Puisque l'effet le plus marqué est obtenu grâce au vernis incolore et non au vernis opaque, nous devons

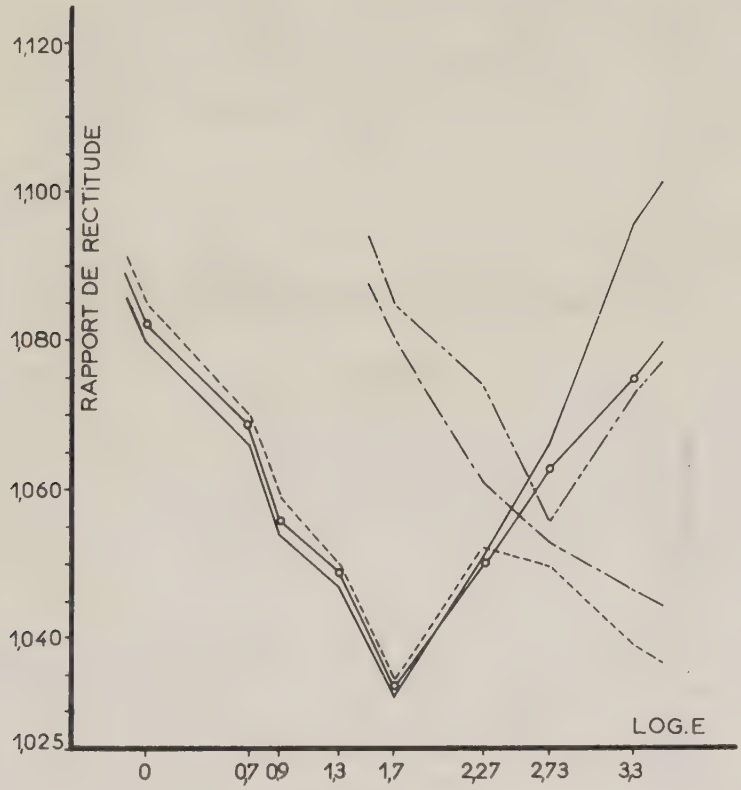


Fig. 66 *B*.

admettre qu'une excitation minimum des ocelles doit être réalisée. Cette remarque est très importante, car elle nous permet de comprendre pourquoi la vitesse de progression est indépendante de l'éclairement. *Elle est en effet maximum dès que ce niveau d'excitation est atteint.* Les courbes globales obtenues après vernissage des trois ocelles sont de type hyperbolique, conformément à la loi de Weber-Fechner. Nous avons donc réussi, aux valeurs près, à isoler le phénomène de phototropisme vrai postulé dans l'hypothèse préliminaire.

Le vernissage de l'ocelle médian ne supprime que partiellement la photo-inhibition, ce qui est conforme aux résultats présentés ci-dessus.

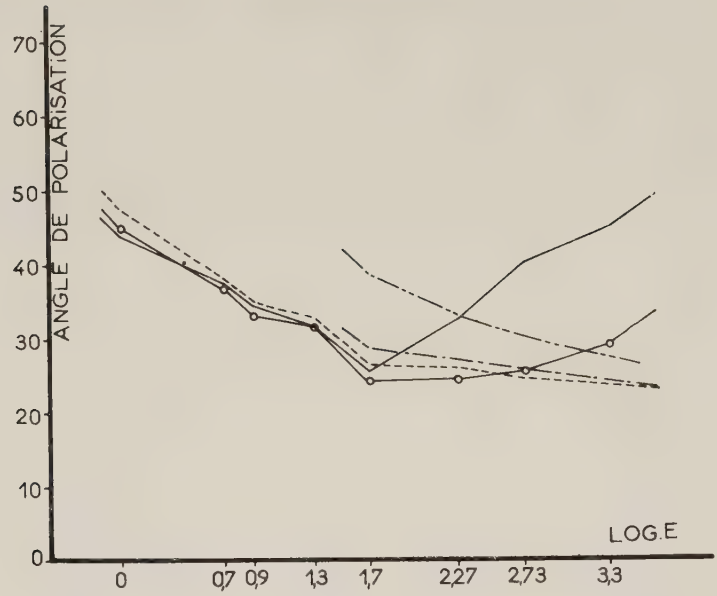


Fig. 67 *A*.

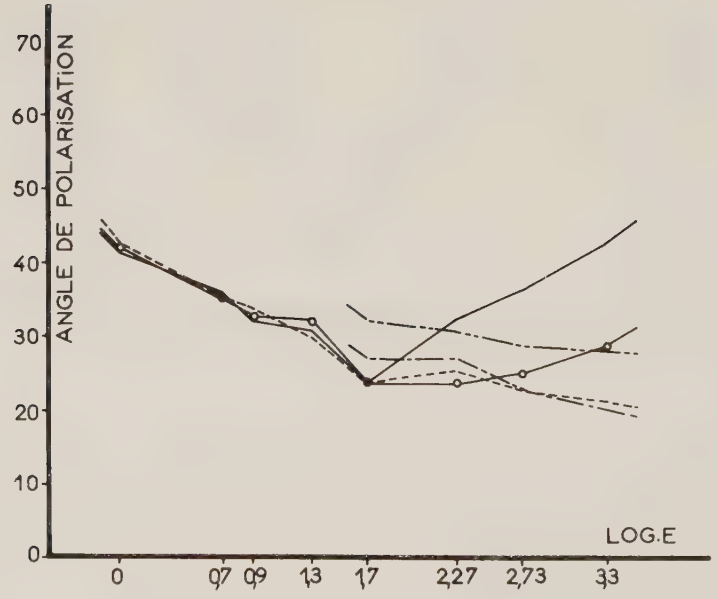


Fig. 67 *B*.

Fig. 67 *A* et *B*. — Influence du vernissage partiel des ocelles sur l'angle de polarisation des larves du 5e stade *(A)* et des adultes mâles non mûrs *(B)*. En abscisse : logarithmes des éclairements; en ordonnées : angle de polarisation en degrés. Mêmes figurés que pour la figure 65.

La période de latence diminue jusqu'à E = 185 lux si le vernis est incolore et jusqu'à E = 540 lux si le vernis est opaque. Au-delà de ces valeurs elle augmente mais reste néanmoins inférieure aux « valeurs témoins ». La suppression de la photo-inhibition est plus intense si le vernis est opaque que s'il est incolore, ce qui cadre parfaitement avec nos hypothèses.

En définitive, *la photo-inhibition résulte d'une excitation excessive des ocelles* et non des yeux composés, comme le pensent Viaud (1950), Richard (1950), Goustard (1955), Medioni (1961). Mais peut-être y a-t-il lieu de séparer l'inhibition motrice telle qu'elle a été étudiée par ces auteurs de l'inhibition centrale qui apparaît chez *Locusta*.

4° *Conclusions.*

A l'issue de cet exposé et à l'aide des résultats du § VII, il nous est possible de dégager quelques conclusions générales relatives au rôle et à la physiologie des ocelles.

1° ***Les ocelles et la photocinèse.*** — C'est par les ocelles que s'exerce la photocinèse, puisque leur vernissage provoque une diminution de la vitesse et du tonus. Si l'excitation ocellaire est supérieure à un certain niveau, la vitesse est indépendante de l'éclairement. L'action des ocelles est graduée et facilitante. Effectivement, la vitesse est alors d'autant plus faible que le nombre des ocelles vernis est plus élevé et que le vernis utilisé laisse filtrer moins de lumière.

2° ***Les ocelles et l'orientation phototropique.*** — Les ocelles n'ont, dans l'orientation à la lumière, qu'une action potentielle. En effet, les modifications du rapport de rectitude et de l'angle de polarisation sont directement liées aux variations de la réactivité des Criquets. Aux éclairements inférieurs à 50 lux, le vernissage des ocelles diminue d'un même coup la réactivité et la précision de l'orientation. Par contre, lorsque les vernissages accroissent la réactivité en supprimant la photo-inhibition (éclairement supérieur à 50 lux), ils accroissent également la précision de l'orientation phototropique.

3° ***Les ocelles et l'excitabilité nerveuse.*** — La réactivité des Criquets à l'égard de la lumière est fonction de l'excitabilité (ou état tonique) du système nerveux central. Elle dépend donc du milieu hormonal (hormone juvénile), de la composition de l'hémolymphe (taux des ions K^+ ou Ca^{++}) mais également des stimulations ocellaires. *L'action des ocelles est facilitante ou inhibitrice selon que leur excitation est inférieure ou supérieure à un certain niveau qui, à 28° C* et chez les larves du 5° stade ou les adultes mâles non mûrs, *est atteint pour E = 50 lux.* En conséquence, pour des éclairements croissants mais

inférieurs à 50 lux, l'état tonique du système nerveux croît parallèlement à la stimulation ocellaire. Toute intervention (vernissage) qui affaiblit cette stimulation doit nécessairement diminuer l'excitabilité nerveuse et, du même coup, la réactivité phototropique. Effectivement, nous observons, dans ces conditions, une augmentation de la période

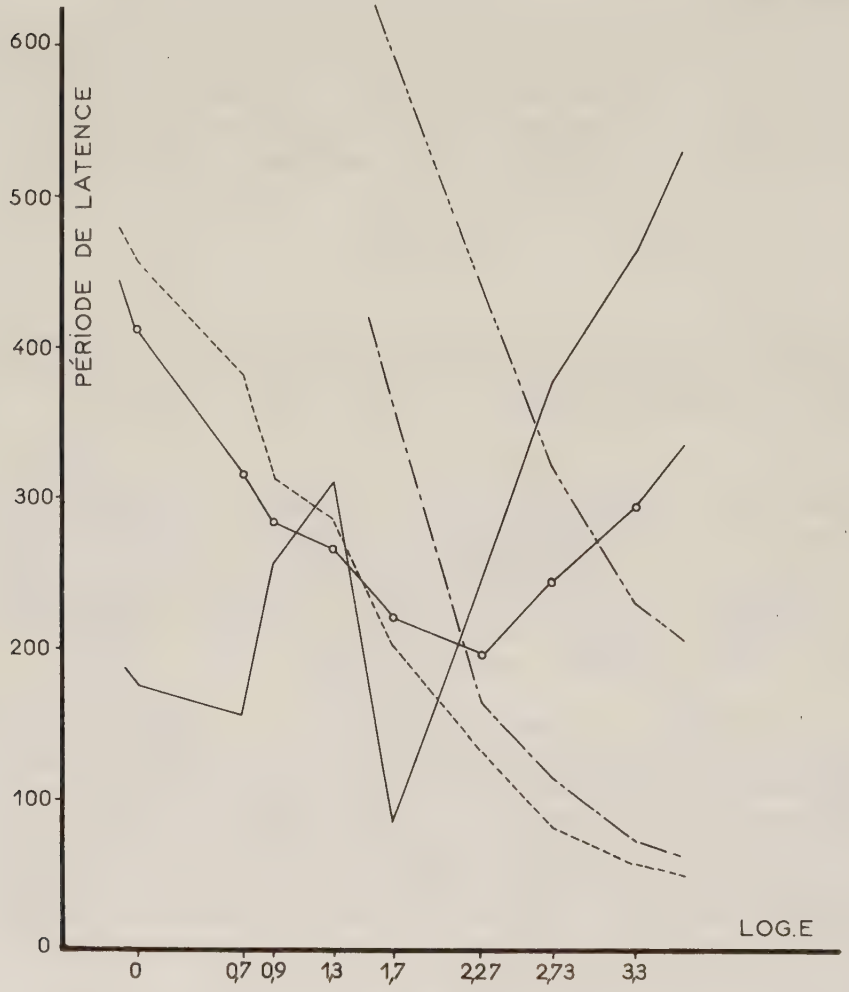


Fig. 68 *A*.

Fig. 68 *A* et *B*. — Influence du vernissage partiel des ocelles sur la période de latence des larves du 5e stade *(A)* et des adultes mâles non mûrs *(B)*. En ordonnée : période de latence en secondes; en abscisse : logarithmes des éclairements. Mêmes figurés que la figure 65.

de latence et, à l'extrême, une immobilisation durable des Criquets. On peut penser que, chez les individus normaux, l'intensité des influx apparaissant dans les cellules réceptrices ocellaires aux éclairements

inférieurs à 50 lux est insuffisante pour inhiber les courants d'action qui, spontanément, prennent naissance dans le nerf ocellaire et stimulent le cerveau. Mais du fait de l'adaptation des cellules sensorielles leur action ne peut être que de courte durée.

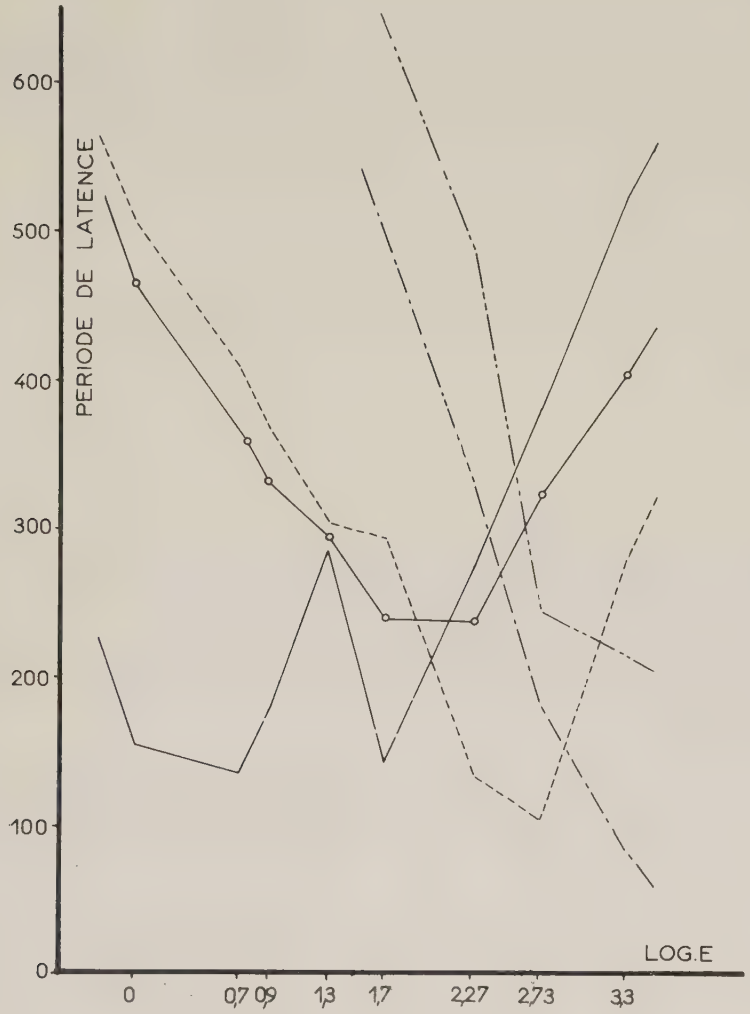


Fig. 68 *B*.

Par contre, pour des éclairements supérieurs à 50 lux, l'état tonique du cerveau diminue quand l'intensité de la stimulation ocellaire croît. Le vernissage des ocelles, qui affaiblit cette stimulation, doit nécessairement accroître l'excitabilité nerveuse et, du même coup, la réactivité phototropique. C'est ce que nous observons, la période de latence diminue. Aux éclairements supérieurs à 50 lux, l'intensité des courants d'action, qui prennent naissance dans l'ocelle, doit être suffisante pour

inhiber les décharges spontanées du nerf ocellaire. De plus, malgré l'adaptation progressive des cellules photoréceptrices ocellaires, leur action doit être durable.

Les considérations ci-dessus concilient les données de l'électrophysiologie et du comportement.

A 28° C, le niveau d'excitation minimum des ocelles est atteint, pour $E = 35$ lux, chez les larves des quatre premiers stades et, pour $E = 185$ lux, chez les adultes femelles non mûres, mais les phénomènes sont identiques à ceux qui nous venons de décrire.

La réactivité phototropique et l'excitabilité nerveuse dépendent également de la température ambiante. L'intensité lumineuse correspondant au seuil d'excitabilité ocellaire est d'autant plus faible que cette température est plus élevée.

En conclusion, les ocelles règlent la réactivité phototropique en agissant sur l'excitabilité des centres nerveux supérieurs.

Résumé.

Les variations complexes de la période de latence en fonction de l'éclairement résultent de la superposition permanente de deux phénomènes dissociables expérimentalement : phototropisme vrai et photo-inhibition. Selon les valeurs de l'intensité lumineuse, l'un de ces deux phénomènes prédomine. Aux faibles éclairements, le phototropisme vrai se manifeste; aux fortes lumières, la photo-inhibition règle le comportement.

— Aux éclairements inférieurs ou égaux à 50 lux, le vernissage des ocelles à l'aide de vernis opaque ou semi-opaque entraîne un accroissement d'autant plus important de la période de latence que les ocelles vernis sont plus nombreux et que le vernis utilisé laisse filtrer moins de lumière.

— Par contre, aux éclairements supérieurs à 50 lux ces mêmes vernissages provoquent une diminution de la période de latence, donc une suppression plus ou moins complète de la photo-inhibition. La photo-inhibition résulte d'une excitation excessive des ocelles.

— Les ocelles règlent la réactivité phototropique en déterminant l'excitabilité (ou état tonique) des centres nerveux supérieurs. A 28° C, leur action est facilitante ou inhibitrice selon que leur excitation est due à un éclairement inférieur ou supérieur à 50 lux.

Remarques. — Il est théoriquement possible, grâce aux techniques de vernissage et aux méthodes que nous venons de décrire, de dissocier en ses deux composantes la courbe de variation de la période de latence en fonction de la température. Cette courbe traduit la superposition permanente de deux phénomènes; action facilitante des basses températures, action inhibitrice des températures élevées.

— Pratiquement, nous n'avons jamais réussi à supprimer, même partiellement, la thermo-inhibition en vernissant les thermorécepteurs.

Les causes de ces échecs sont diverses, en particulier :

a) Contrairement aux photorécepteurs, les thermorécepteurs n'ont pas une localisation stricte. Il est donc impossible, même par des vernissages corporels étendus, de les vernir tous.

b) La thermo-inhibition ne dépend pas de l'excitation excessive des récepteurs thermiques, mais de la température interne. Celle-ci, grâce à une action directe sur les centres nerveux, conditionne la réactivité phototropique. Dans ces conditions les vernissages sont immanquablement voués à l'échec puisqu'ils n'agissent pas sur la température interne.

CHAPITRE IX

ROLE DES YEUX COMPOSÉS

1° Rôle global des yeux composés.

Afin de déterminer le rôle des yeux composés dans le comportement phototropique du Criquet migrateur, nous avons pratiqué des vernissages uni ou bilatéraux de ces organes à l'aide d'un vernis noir, à l'alcool, opaque aux radiations du spectre visible. L'opération se fait sous la loupe binoculaire. L'intégrité de la couche de vernis est vérifiée après chaque test. Les épreuves ont lieu à 28° C pour E = 50 lux (tableau IX).

1° Les divers vernissages n'affectent ni la réactivité ni la motricité des sujets : période de latence et vitesse réelle inchangées.

2° Par contre, la précision de l'orientation phototropique est très altérée : augmentation du rapport de rectitude et, en conséquence, diminution de la vitesse apparente. Les Criquets dont les yeux sont vernis réagissent à la lumière au bout du même temps que les témoins, mais ne se dirigent qu'accidentellement vers la lampe. Ils sortent de la plage lumineuse dans des directions variables sans aucun rapport avec celle du faisceau lumineux. Il est, dans ces conditions, inutile d'évaluer le rapport de rectitude et l'angle de polarisation de leurs pistes. Le vernissage unilatéral ne modifie pas de manière significative ce dernier paramètre.

3° Les Criquets aux yeux partiellement ou totalement vernis ne retombent jamais sur leurs pattes après un saut ou un vol bref. Leur équilibre hors de tout contact tarsien est donc conditionné par une réaction dorsale à la lumière.

4° Après vernissage unilatéral les Locustes effectuent des mouvements de manège de faible durée en lumière diffuse ou verticale (sans gradient ni polarité), mais jamais en lumière dirigée.

A la différence de ce qui fut observé chez divers Insectes (Krafka, 1924; Brown et Hall, 1936; Chauvin, 1947; Richard, 1950; Goustard, 1956; Grison, 1957), *les yeux composés n'ont chez* Locusta migratoria, *aucune action de stimulation. Ils contrôlent uniquement la précision de l'orientation* ainsi que cela fut constaté chez d'autres animaux (Parker et Burnett, 1901; Schultz, 1928; Bresslau, 1933; Viaud, 1938, 1940, 1943, etc.).

Tableau IX. — Influence du vernissage des yeux composés sur les caractéristiques du phototropisme de *Locusta migratoria migratorioides*

Stades	Nature du vernissage	Période de latence (en sec.)	Rapport de rectitude	Angle de polarisation (en degrés)	Vitesse réelle (cm/s)	Vitesse apparente (cm/s)
3e *stade.*	Témoins.	46,70	1,056	28,44	2,284	2,162
	1 œil.	46,90	1,204	28,60	2,250	1,868
	2 yeux.	49,40	Quittent la plage lumineuse.	×	2,264	×
4e *stade.*	Témoins.	65,50	1,043	27,80	2,600	2,492
	1 œil.	67,60	1,163	29,05	2,499	2,148
	2 yeux.	68,00	Quittent la plage lumineuse.	×	2,723	×
5e *stade.*	Témoins.	86,30	1,037	25,50	3,056	2,947
	1 œil.	85,70	1,116	27,10	2,920	2,616
	2 yeux.	90,30	Quittent la plage lumineuse.	×	3,107	×
Adultes ♂ *non mûrs.*	Témoins.	144,50	1,032	24,00	3,472	3,364
	1 œil.	148,15	1,072	24,21	3,383	3,155
	2 yeux.	146,95	Quittent la plage lumineuse.	×	3,305	×

2° *Influence du nombre et de l'état des ommatidies sur l'orientation phototropique.*

La précision de l'orientation phototropique varie au cours de l'ontogénèse. Elle dépend du nombre, de la longueur et de la pigmentation des ommatidies (première partie, § 1). Mais deux questions se posent :

1° Les ommatidies sont-elles fonctionnelles dès leur apparition ?

2° Les diverses parties des yeux composés d'un Criquet d'âge défini sont-elles également sensibles à la lumière ?

Pour répondre à ces questions nous avons pratiqué, dans les mêmes

conditions que précédemment, des vernissages partiels et symétriques des deux yeux. Dans ces conditions, la symétrie perceptive des sujets est respectée, puisque les portions homologues des deux yeux sont exposées à la lumière. Nous rappelons qu'à chaque mue les nouvelles ommatidies apparaissent sur le bord antérieur de chaque œil.

Résultats (Tableau X). — 1° Ces vernissages, ainsi que nous l'avions constaté ci-dessus, ne modifient que l'orientation des sujets mais n'affectent en rien leur réactivité et leur motricité.

Tableau X. — Influence du vernissage partiel des yeux composés sur les caractéristiques du comportement phototropique de *Locusta migratoria migratorioides*

Stades	Parties non vernies	Période de latence (en sec.)	Rapport de rectitude	Angle de polarisation (en degrés)	Vitesse réelle (cm/s)	Vitesse apparente (cm/s)
3e stade.	Témoins	46,70	1,056	28,44	2,284	2,162
	1/3 arrière ...	51,20	1,120	32,90	2,249	2,008
	1/3 avant ...	49,70	1,228	30,50	2,230	1,815
4e stade.	Témoins	65,50	1,043	27,80	2,600	2,492
	1/3 arrière ...	64,95	1,113	28,33	2,613	2,347
	1/3 avant ...	63,25	1,196	28,50	2,583	2,159
	1/2 supér. ...	72,33	1,067	28,50	2,623	2,458
	1/2 infér.	68,15	1,116	27,30	2,619	2,346
5e stade.	Témoins	86,30	1,037	25,50	3,056	2,947
	1/3 arrière ...	90,60	1,095	26,42	3,032	2,769
	1/3 avant ...	90,10	1,153	28,33	2,890	2,506
	1/2 arrière ..	88,60	1,091	28,33	3,020	2,768
	1/2 avant	91,35	1,132	26,43	2,992	2,643
Adultes ♂ non mûrs.	Témoins	144,50	1,032	24,00	3,472	3,364
	1/3 arrière ...	143,95	Mouvement de manège.	Mouvement de manège.	—	—
	1/3 avant ...	142,95	1,078	27,25	3,450	3,210
	1/2 arrière ..	145,10	Mouvement de manège.	Mouvement de manège.	—	—
	1/2 avant	141,35	1,067	24,66	3,426	3,214
	3/4 arrière ..	140,68	1,050	26,30	3,313	3,155
	3/4 avant	141,82	1,047	23,91	3,370	3,217
	1/2 infér.	139,65	1,064	24,00	3,330	3,129
	1/2 supér. ...	148,70	1,055	24,66	3,465	3,284

2° En première approximation, les pistes sont plus sinueuses que les surfaces vernies sont plus étendues. *L'orientation dépend donc du nombre des ommatidies excitées.*

3° Pour des surfaces vernies de même importance (moitié, tiers ou quart de chaque œil), l'orientation la plus précise est obtenue lorsque ce sont les ommatidies âgées (région postérieure) qui sont exposées à la lumière. Nous pouvons en déduire que *l'orientation dépend de la longueur des ommatidies* puisque celles-ci sont d'autant plus longues qu'elles sont plus âgées donc plus postérieures.

4° *Les ommatidies sont fonctionnelles dès leur apparition, mais ne permettent pas une orientation axiale précise.* Les animaux dont moins du tiers antérieur des yeux est éclairé se dirigent vers la source lumineuse, mais leurs pistes présentent de très nombreuses boucles.

5° Chez les larves du 5e stade, le vernissage de la moitié ou des deux tiers antérieurs des yeux provoque l'apparition d'un comportement de type clinotaxique. Au cours de la marche, ils exposent alternativement à la lumière leur côté gauche ou leur côté droit. Les adultes mâles subissant les mêmes interventions effectuent des mouvements de rotation sur place, sans translation, l'extrémité de l'abdomen étant un point fixe. On peut penser qu'il y a dans ce cas exagération de la clinocinèse.

En conclusion, *la précision de l'orientation phototropique dépend autant de la quantité que de la qualité des ommatidies fonctionnelles.*

3° Action synergique des yeux et des ocelles sur l'orientation phototropique.

En lumière dirigée, le vernissage unilatéral des yeux du Criquet migrateur n'entraîne pas l'apparition de « mouvements de manège ». Selon Rabaud (1926), il en est de même chez tous les Insectes dont la surface oculaire est réduite relativement à la musculature et à la taille du corps. A la limite, cette intervention provoque l'apparition des mouvements de manège, mais ils sont de faible durée, il y a récupération. Parmi les Insectes de ces catégories citons : *Notonecta* (Holmes, 1905; Alverdes, 1925), *Anacridium* (Grassé, 1922), *Locusta* (Cassier, 1960), *Spilomya, Pieris, Lasiocampa, Satyrus semecle, Macroglossum, Protoparce, Vespa crabro* (Rabaud, 1926), *Musca domestica* (Radl, 1903), *Drosophila* (Carpenter, 1908; Medioni, 1961), *Eristalis tenax, Erax rufibarbis* (Mast, 1923), *Leptinotarsa* (Grison, 1957), *Melolontha* (Piéron, 1924). Au contraire, les mouvements de manège des Insectes à musculature peu développée et à grande surface oculaire sont durables, ce qu'observèrent : Goetze (1796), Treviranus (1832), Dubois (1886), Loeb (1890), Axenfeld (1899), Garrey (1917), Minnich (1916), Patten (1919), Alverdes (1923), Crozier et Frederighi (1924).

Il est néanmoins possible chez *Locusta,* pour des éclairements supérieurs à 35 lux, de provoquer l'apparition de mouvements de manège en vernissant l'œil et l'ocelle situés du même côté ou encore un œil, l'ocelle adjacent et l'ocelle médian (voir tableau XI). Dans ces conditions, la chute du tonus des muscles locomoteurs situés du côté intact est importante. Au repos, ces Criquets s'inclinent du côté non verni et, durant la marche, les pistes dévient de ce même côté. Les mouvements de manège compensent ces déviations. La récupération tonique est rapide. La posture et l'allure des pistes des Criquets redeviennent normales dès qu'ils ont parcouru 50 cm environ.

Pour qu'il y ait mouvement de manège, l'excitation des photorécepteurs non vernis doit être élevée. Ils n'apparaissent jamais si l'éclairement est inférieur à 35 lux. De même, ils ne se manifestent pas si on

Tableau XI. — Influence du vernissage des yeux composés et des ocelles sur les caractéristiques du phototropisme de *Locusta migratoria migratorioides* (R. et F.)

Stades	Nature du vernissage	Période de latence (en sec.)	Rapport de rectitude	Angle de polarisation (en deg.)	Vitesse réelle (cm/s)	Vitesse apparente (cm/s)
3e stade.	Témoins	46,70	1,056	28,44	2,284	2,162
	Œil G	46,90	1,204	28,60	2,250	1,868
	Ocelle G	112,60	1,060	29,65	2,010	1,896
	Œil G + Ocelle G	109,80	1,301	30,34	1,985	1,525
4e stade.	Témoins	65,50	1,043	27,80	2,600	2,492
	Œil G	67,60	1,163	29,05	2,499	2,148
	Ocelle G	134,25	1,046	28,50	2,350	2,246
	Œil G + Ocelle G	127,75	1,161	29,80	2,329	2,006
5e stade.	Témoins	86,30	1,037	25,50	3,056	2,947
	Œil G	85,70	1,116	27,10	2,920	2,616
	Ocelle G	153,65	1,039	26,40	2,875	2,767
	Ocelle M	200,05	1,039	23,45	2,520	2,425
	Ocelles G + D	243,65	1,039	25,00	2,430	2,338
	Ocelles G + M	293,70	1,043	26,70	2,213	2,121
	Œil G + Ocelle G	174,70	1,125	26,00	2,851	2,534
	Œil G + Ocelle D	163,95	1,125	30,65	2,367	2,548
	Œil G + Ocelle M	211,00	1,108	26,50	2,522	2,276
	Œil G + Ocelles G + D	245,50	1,125	30,00	2,409	2,141
	Œil G + Ocelles G + M	285,65	1,129	27,50	2,228	1,973
	Œil G + Ocelles D + M	286,85	1,102	30,00	2,194	1,991
Adultes ♂ non mûrs.	Témoins	144,50	1,032	24,00	3,472	3,364
	Œil G	148,65	1,072	24,21	3,383	3,155
	Ocelle G	274,20	1,033	23,20	2,927	2,833
	Ocelle M	295,20	1,034	23,80	2,600	2,517
	Ocelles G + D	395,80	1,033	23,80	2,567	2,485
	Ocelles G + M	454,75	1,034	24,10	2,522	2,439
	Œil G + Ocelle G	270,20	1,077	26,75	2,952	2,740
	Œil G + Ocelle D	272,40	1,060	25,30	2,940	2,773
	Œil G + Ocelle M	289,80	1,076	23,60	2,638	2,451
	Œil G + Ocelles G +D	402,30	1,091	23,05	2,583	2,367
	Œil G + Ocelles G + M	463,25	1,113	28,60	2,536	2,278
	Œil G + Ocelles D + M	454,20	1,092	27,62	2,532	2,278

G : Gauche; D : droite; M : médian.

vernit un œil et l'ocelle latéral opposé; un œil et l'ocelle médian; un œil et les deux ocelles latéraux, un œil, l'ocelle médian et l'ocelle latéral opposé.

L'orientation est donc le fait des yeux composés, mais elle peut être corrigée par les ocelles grâce aux variations toniques.

Résumé.

Les yeux composés de *Locusta migratoria* n'ont aucune action de stimulation. Ils contrôlent uniquement la précision de l'orientation phototropique. Celle-ci dépend du nombre des ommatidies, de leur longueur et de leur pigmentation.

— Les ommatidies, bien que fonctionnelles dès leur apparition, ne permettent pas alors une orientation axiale précise.

— Après vernissage d'un œil, les Criquets effectuent, en lumière diffuse, des mouvements de manège de faible durée. Ces mouvements n'apparaissent jamais en lumière dirigée sauf si nous vernissons, en même temps que l'œil, l'ocelle latéral adjacent ou l'ocelle latéral adjacent et l'ocelle médian.

CHAPITRE X

PHOTOSENSIBILITÉ ET CUTICULE OCELLAIRE

L'étude, en conditions physiques constantes, de la réactivité du Criquet migrateur révèle des faits contradictoires :

Primo, de l'éclosion à la métamorphose et en dehors des perturbations liées à la proximité des mues, on observe, d'une part : *une diminution de la réactivité* (augmentation de la période de latence), et, d'autre part, *un accroissement de la précision de l'orientation phototropique* (diminution de l'angle de polarisation et du rapport de rectitude) (deuxième partie, § 1). Or, généralement, faible réactivité et orientation défectueuse vont de pair. Des faits de même nature ont été signalés chez divers Lépidoptères : *Galleria melonella* (M. Goldsmith, 1928); *Euproctis phærrhæa* (Labeyrie, 1948); *Smerinthus ocellata* (de Ruiter, 1956; de Ruiter et van der Horn, 1957 *a*; J. Beetsma, L. de Ruiter et J. de Wilde, 1963). *Secundo,* les éclairements à partir desquels se manifeste la photo-inhibition sont d'autant plus élevés que les Criquets sont plus âgés, alors même que la structure de leurs photorécepteurs s'affine et que leurs seuils de réactivité s'abaissent.

Seules les variations des critères d'orientation sont conformes aux processus de maturation qui, au cours du développement, affectent les centres nerveux, les yeux et les ocelles. La complexité croissante de ces organes permet une orientation de plus en plus précise dans le faisceau lumineux. Nous pouvions supposer qu'elle s'accompagnait également d'un accroissement de la photosensibilité. Or, expérimentalement, c'est le phénomène inverse qui apparaît.

Puisque la réactivité est, ainsi que nous l'avons démontré, directement liée au niveau des excitations ocellaires, *il faut admettre que l'intensité de ces dernières est, pour un éclairement donné, d'autant plus faible que les sujets expérimentaux sont plus âgés.* Il est possible d'interpréter ce dernier fait et l'opposition radicale existant entre les résultats expérimentaux et ceux déduits des données anatomiques, car nous savons qu'au cours des mues successives l'épaisseur de la cuticule ocellaire augmente. Elle peut donc absorber une partie d'autant plus importante du flux lumineux incident qu'elle est plus épaisse, diminuant d'autant l'efficacité de la stimulation ocellaire. Pour le démontrer nous avons calculé :

— Le taux d'accroissement T de la cuticule ocellaire en prenant pour valeur unitaire l'épaisseur de cette cuticule chez les larves du premier stade.

Taux d'accroissement T de la cuticule ocellaire

Stades	Epaisseur maximum de la cuticule ocellaire (en microns)	Taux d'accroissement T
1er stade	13,50	1
2e stade	20,25	1,500
3e stade	28,20	2,088
4e stade	41,40	3,066
5e stade	55,80	4,133
Adultes	210,15	15,566

— Pour chaque stade du dévelopement, le rapport PL/T = période de latence vraie sur taux d'accroissement de la cuticule ocellaire correspondante. Cette grandeur homogène à un temps n'est autre que la « *période de latence théorique* » qu'auraient les Criquets si l'épaisseur de leur cuticule était constante et égale à celle des larves du premier stade.

Nous avons évalué ces « périodes de latences théoriques » dans les diverses conditions d'éclairements et de température. Nous présentons quelques-unes de ces valeurs dans le tableau ci-dessous :

Tableau XII. — « Périodes de latence théoriques »

Température	Eclairement (en lux)	1er stade	2e stade	3e stade	4e stade	5e stade	Adultes ♂ non mûrs	Adultes ♂ mûrs	Adultes ♀ mûres
18° C	5	31,40	27,10	24,50	22,90	22,80	7,85	8,20	13,75
	35	108,50	92,40	72,80	55,70	43,15	12,55	16,05	21,60
	540	149,40	117,05	98,55	75,15	43,25	11,90	13,05	13,85
22° C	20	178,25	138,00	110,15	85,35	77,45	22,50	25,30	29,95
	185	122,60	89,45	72,60	68,95	61,70	17,25	19,60	27,00
	2 000	294,35	227,00	195,25	140,50	123,54	38,80	46,65	50,35
28° C	5	97,50	45,65	34,95	32,30	34,65	10,20	11,10	16,50
	540	165,25	137,50	108,25	83,20	78,50	22,20	27,20	26,65
	2 000	253,60	180,25	141,45	125,80	107,45	32,05	36,90	45,35
35° C	5	117,85	86,90	72,25	109,35	92,75	30,00	33,30	36,20
	35	135,45	97,10	79,25	79,85	52,15	29,75	30,80	55,70
	540	295,90	213,05	157,00	151,25	151,15	43,35	48,65	64,35

Nous constatons que :

— « La période de latence théorique » diminue durant la vie larvaire et chez les jeunes imagos non mûrs. La maturation des organes de réception, de conduction et d'intégration se traduit donc par un accroissement de la photosensibilité des Criquets. Dans les conditions natu-

relles, ce phénomène est masqué et semble s'inverser, car la cuticule ocellaire s'épaissit et absorbe une partie de plus en plus importante de l'énergie lumineuse incidente. Elle joue le rôle d'un écran. En conclusion, *la diminution de la photosensibilité, qui apparaît au cours de l'ontogénèse des Insectes, est due à des facteurs physiques structuraux et non à des facteurs physiologiques* ainsi que le supposaient les auteurs précédemment cités.

— Les adultes femelles sont moins réactives que les mâles. Comme rien ne distingue les sexes sur le plan des structures ocellaires, ces différences sont d'origine interne.

— « La période de latence théorique » augmente chez les adultes mâles mûrs. La cuticule ocellaire étant d'épaisseur constante, cette diminution de la photosensibilité doit être attribuée aux phénomènes de sénescence qui, chez les animaux âgés, affectent les cellules sensorielles (première partie).

La cuticule ocellaire, réglant de par son épaisseur l'intensité efficace d'un faisceau lumineux, conditionne la réactivité et la période de latence. Malgré une sensibilité structurale accrue, il est donc normal que la photo-inhibition se manifeste plus tardivement chez les Criquets âgés que chez les jeunes. Le rôle d'écran joué par la cuticule ocellaire explique également pourquoi la période de latence augmente, parallèlement à l'épaisseur de cette cuticule, du 6e au 12e jour de la vie imaginale.

Résumé.

De l'éclosion à la métamorphose, la période de latence croît proportionnellement à l'épaisseur de la cuticule ocellaire. Cette relation ne persiste pas après la mue imaginale.

— Chez les imagos, les variations de la réactivité phototropique ont donc une origine interne. Elles ne sont pas liées à des facteurs structuraux.

CONCLUSIONS GÉNÉRALES

Grâce aux recherches dont nous venons d'exposer les résultats, nous pouvons préciser la qualité et le déterminisme de la réactivité générale, de l'orientation axiale et de la motricité de *Locusta migratoria migratorioides* (R. et F.).

1° Appréciation de la réactivité générale.

L'étude des réactions phototropiques nous a permis, en premier lieu, d'apprécier la réactivité générale ou « état tonique » du Criquet migrateur, c'est-à-dire son aptitude à répondre par un acte adapté à une stimulation, qu'elle soit ou non lumineuse. Deux catégories de facteurs la déterminent. Ils agissent directement ou indirectement sur les centres nerveux supérieurs et ont, selon leur intensité ou leur nature, une action stimulante ou inhibitrice. Ce sont, d'après la distinction classique de G. Viaud, les facteurs internes et externes.

a) Les facteurs internes.

Trois facteurs internes ou anatomo-physiologiques peuvent intervenir :

1° La composition du milieu hormonal. — Grâce à l'étude de la variabilité des réponses phototropiques des larves et des adultes, à l'histologie, et surtout grâce aux expériences d'implantation de corps allates, nous avons pu mettre en évidence et analyser le rôle de l'hormone juvénile dans le déterminisme de la réactivité générale. Cette hormone a une action stimulante : accroissement de la réactivité et de la motricité, diminution de la période de latence. Les phases de forte réactivité et, sur le terrain, de grande mobilité correspondent à des périodes d'activité intense des corps allates. Parmi ces périodes citons : les quelques heures qui succèdent à l'éclosion, la première moitié de chaque intermue ou de chaque cycle de ponte, la période de maturation sexuelle. Nous observons également une libération des neurosécrétions qui, en dehors de ces périodes, sont stockées dans les Corpora cardiaca, les nervis corporis cardiaci et les cellules de la pars intercerebralis. Les Solitaires, dont les corps allates sont plus actifs que ceux des Grégaires, ont une réactivité élevée. Il en est de même des vieux adultes, sexuellement inactifs (période IV) : diminution de la période de latence et, dans la nature, reprise de l'activité migratrice.

Les variations cycliques de la réactivité des femelles mûres sont

rigoureusement synchrones du rythme de ponte et des cycles d'activité de leurs corps allates. Chez les mâles, par contre, l'activité des corps allates et l' « état tonique » du système nerveux sont constants. Les copulations ne modifient pas la période de latence.

L'ovariectomie accroît la réactivité générale des femelles en provoquant une hypertrophie des corps allates. La castration est inefficace chez les mâles, car l'activité testiculaire est indépendante de l'hormone juvénile, contrairement à l'ovogénèse.

L'implantation de corps allates provoque la mise au repos de ces mêmes glandes chez les sujets opérés qui s'avèrent, en définitive, moins réactifs que les témoins (deuxième partie, A, § III).

L'hormone de mue diminue l'activité électrique des centres neuromoteurs, affaiblit la réactivité générale et l'intensité des réactions phototropiques des larves.

Les périodes de faible réactivité correspondent aux cycles de sécrétion des glandes de mue. Chez les Solitaires, le taux de l'hormone de mue est constamment plus élevé que chez les Grégaires, car leurs glandes de mue sont plus volumineuses et plus actives, et persistent même après la mue imaginale. Cette différence peut, compte tenu de l'effet inhibiteur de l'ecdysone, expliquer la faible activité et la vitesse de progression réduite des Criquets « isolés ».

Les rôles antagonistes de l'hormone juvénile et de l'ecdysone dans le déterminisme de la réactivité générale ne permettent pas d'interpréter les différences liées au sexe se manifestant après la métamorphose (deuxième partie, § II). Elles peuvent être dues à l'action centrale d'hypothétiques hormones sexuelles ?

2° ***La composition ionique de l'hémolymphe.*** — En agissant sur la conduction nerveuse, la transmission neuromusculaire et les propriétés des muscles, les *ions K^+ inhibent la réactivité générale et la motricité.* C'est au niveau des nerfs et des muscles que leur action est prépondérante car, d'après Hoyle, les centres nerveux supérieurs des Criquets sont protégés contre les fluctuations du taux de potassium par une enveloppe conjonctive. Les ions K^+ peuvent donc accroître ou diminuer l'intensité des contractions musculaires succédant à une stimulation nerveuse.

Lors des repas, la vigueur de ces contractions diminue, car l'alimentation herbacée constitue un apport substantiel en ions K^+. Ces effets de l'alimentation sont éminemment fluctuants car la teneur en ions potassium varie d'une espèce végétale à l'autre. Ainsi, la période de latence des Criquets nourris de *Poa* est supérieure à celle des Criquets nourris de blé germé.

La chute tonique sensible après les repas s'atténue progressivement au cours du jeûne, car les ions K^+ sont activement éliminés par les tubes de Malpighi. Les contractions musculaires se font plus puissantes, la réactivité croît (diminution de la période de latence) et, sur le terrain, les déplacements reprennent.

3° ***Le vieillissement.*** — La réactivité générale et l'intensité des réactions phototropiques diminuent de l'éclosion à la mort. Cet effet du vieillissement est dû à un épaississement continu de la cuticule ocellaire. Elle absorbe ainsi une partie de plus en plus importante des faisceaux lumineux dont elle diminue l'intensité efficace. *Cette influence structurale masque et inverse les effets normaux de la maturation nerveuse et sensorielle.* Grâce au calcul, nous avons en effet démontré qu'abstraction faite de l'absorption lumineuse due à la cuticule ocellaire, la réactivité des Criquets croît au cours de l'ontogénèse (troisième partie, § X).

Des trois facteurs internes dont nous venons d'envisager le rôle, seuls les deux premiers (milieu hormonal, composition ionique de l'hémolymphe) conditionnent la réactivité générale du *Locusta*. Le troisième facteur (vieillissement), d'ordre structural, influence plus particulièrement la sensibilité photique.

b) ***Les facteurs externes.***

Trois facteurs externes, de nature physique, interviennent également dans le déterminisme de la réactivité générale du Criquet migrateur. Leur action sur les centres nerveux supérieurs est directe ou dépend de récepteurs sensoriels spécifiques.

1° ***La lumière.*** — Elle agit sur les centres nerveux par l'intermédiaire des ocelles. Les yeux composés sont dépourvus de tout effet de stimulation.

Immobiles à l'obscurité, les Locustes deviennent actifs dès que la luminosité prend une valeur supérieure ou égale au seuil de réaction (Is). Cet effet photocinétique disparaît après vernissage des ocelles. Sur le terrain, il conditionne l'ascension matinale des Criquets.

Au-delà du seuil d'excitation *la lumière exerce sur la réactivité générale une action stimulante ou inhibitrice* selon que son intensité est inférieure ou supérieure à Ii. Cette valeur croît avec la température ambiante et l'âge des Criquets. Elle dépend également du sexe des individus. Ainsi, la photo-inhibition se manifeste plus tardivement chez les imagos femelles que chez les adultes mâles et les larves du 5e stade, et surtout que chez les larves des quatre premiers stades. Les femelles supportent donc bien l'action des fortes lumières. En réalité, les effets de la lumière sont beaucoup plus complexes car, à tout moment, phototropisme vrai (conforme à la loi de Weber-Fechner) et photo-inhibition se superposent (troisième partie, § VIII). L'un des deux phénomènes peut, selon l'intensité de la lumière, prédominer. Le phototropisme vrai se manifeste aux faibles éclairements. Aux fortes lumières, la photo-inhibition qui résulte d'une excitation excessive des ocelles détermine le comportement.

Outre son action par l'intermédiaire des ocelles, la lumière peut également *accroître la réactivité* des Criquets *par voie dermatoptique*. Mais l'existence d'une sensibilité diffuse extra-oculaire chez les Insectes est très problématique et rien ne permet de conclure à son existence chez *Locusta*. Ainsi, les larves ou les adultes aux yeux et aux ocelles vernis sont incapables de s'orienter par rapport aux rayons lumineux et leur motilité disparaît. Néanmoins, le phototropisme intense des larves et des adultes venant de muer (cuticule mince et non pigmentée) peut résulter d'une excitation photique directe des centres nerveux au travers des téguments. Cette action est très fugace.

2° ***Les excitations mécaniques.*** — Quelles que soient leur intensité ou leur origine, *les excitations mécaniques accroissent la réactivité générale* des Criquets. Elles les « sensibilisent » à la lumière. Des excitations portées sur les ptérothèques, les ailes, ou l'abdomen des Locustes, déclenchent une progression immédiate vers la source lumineuse. Cet effet est spectaculaire aux fortes intensités lumineuses, dont l'action est inhibitrice (Cassier, 1960), et chez les Criquets aux ocelles partiellement vernis.

Les excitations mécaniques stimulent les centres nerveux grâce aux mécano-récepteurs. Infiniment variés dans leur forme, leur disposition et leur sensibilité, ces organes sont sensibles aux chocs avec les autres Criquets ou la végétation, aux déplacements de l'air, aux vibrations du substrat. Les organes tympaniques, type particulier de récepteur, sont électivement sensibles aux vibrations sonores émises par les congénères. Si l'excitation des mécano-récepteurs déclenche et entretient l'activité motrice, elle assure également la cohésion des essaims et la coordination des diverses phases du comportement journalier.

3° ***Les excitations optomotrices*** agissent sur les centres nerveux dont elles accroissent l'état tonique, ou « état de réceptivité », grâce aux yeux composés. L'activité d'un individu suffit à déclencher celle de tous les Criquets : départ général vers une source lumineuse (« panurgisme » de Grassé), progression par marche et sauts autour des cages (« marching behaviour » de Ellis), départ ou envol massifs des essaims, etc. Les excitations optomotrices coordonnent l'activité des Acridiens au même titre que les excitations mécaniques.

4° ***La température ambiante,*** et plus précisément la température corporelle des Criquets, agit directement sur les centres nerveux. L'excitation des thermorécepteurs assure la localisation des sources caloriques. Les *Locustas* ne réagissent aux divers stimulis qu'entre 15-18° C et 35° C. Entre ces valeurs limites *la température exerce sur la réactivité générale une action stimulante ou inhibitrice*, selon qu'elle est inférieure ou supérieure à 28° C. Cette présentation des faits est très schématique. En réalité, stimulation et inhibition se superposent conditionnel-

lement. L'action stimulante est prépondérante aux basses températures. Aux températures élevées, la thermo-inhibition règle le comportement, mais il n'y a jamais inversion du sens du phototropisme. A 22° C, les deux actions de la température sont équivalentes. Ainsi, les Criquets sont plus réactifs à 18° et 28° C qu'à 22 et surtout 35° C (deuxième partie, § VI).

Il existe d'étroites corrélations entre les températures qui, au laboratoire, conditionnent les différents aspects de la réactivité phototropique des Locustes et celles qui déterminent, sur le terrain, les principales phases de leur comportement. Ainsi, aux températures inférieures à 18° C, les Criquets sont inactifs et ne répondent pas à la stimulation lumineuse. A 18° C, la réactivité phototropique est intense. Les Criquets grimpent vers l'extrémité des végétaux qui émerge seule de l'ombre (action photocinétique et phototaxique). A 22° C, la réactivité phototropique et générale diminue. Les Criquets s'immobilisent alors au soleil (« Basking-groups »). Ils sont indifférents aux perturbations extérieures. A 28° C, les Criquets se déplacent (migrations) et redeviennent sensibles à l'action de la lumière. A 35° C, la thermo-inhibition provoque l'arrêt des migrations et une diminution importante de la réactivité.

Les divers modes d'action des facteurs qui déterminent la réactivité générale du Criquet migrateur sont indiqués dans la figure ci-dessous :

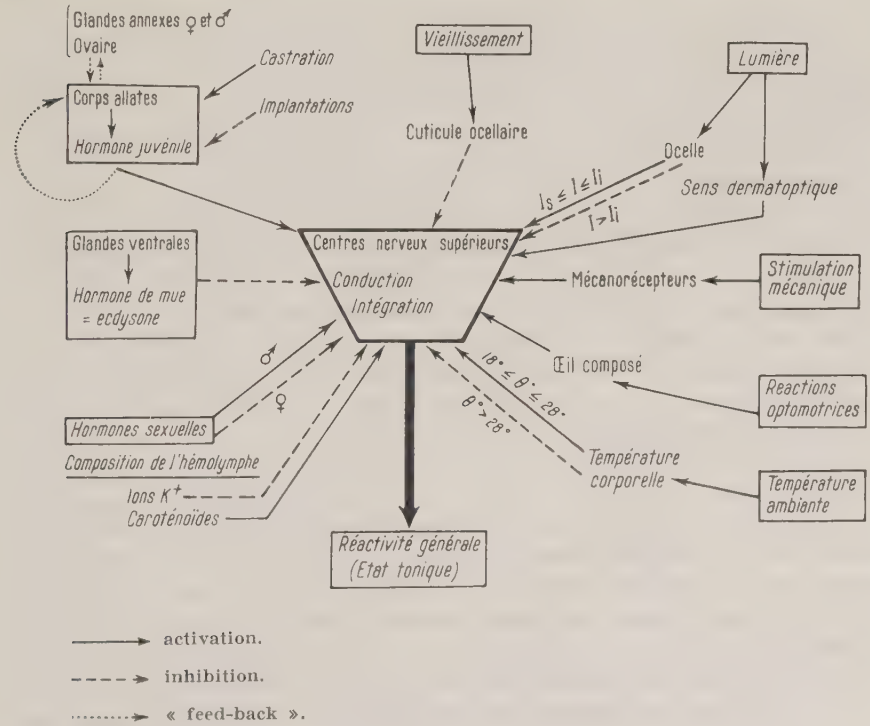


Fig. 69. — Déterminisme de la réactivité du Criquet migrateur.

La photo-inhibition ne se manifeste qu'au laboratoire, car les Criquets sont soumis, en milieu isotrope, à l'action de la lumière seule. Mais dans la nature, du fait de l'hétérogénéité de l'environnement, les Locustes subissent l'action continue de multiples stimuli qui maintiennent l'activité des centres nerveux supérieurs à un niveau élevé. Le phototropisme est d'ailleurs un tropisme faible qu'inhibent aisément (Cassier, 1960) le géotropisme, le thermotropisme, les chimiotropismes et les interactions sociales. Ces remarques s'appliquent tout particulièrement aux Grégaires, car les Solitaires, de par leur habitat relativement homogène et leur isolement, sont sollicités par un nombre restreint de facteurs. De ce fait, ils sont beaucoup plus sensibles à l'action inhibitrice des fortes lumières que les Grégaires. Ils sont pratiquement immobiles dans la journée et leurs rares déplacements (déplacements locaux ou migrations) ont lieu la nuit.

2° *Précision de l'orientation axiale.*

La précision de l'orientation axiale du Criquet migrateur dépend de facteurs structuraux, de « l'état tonique » des sujets et de facteurs externes.

a) Les facteurs structuraux.

1° *L'orientation phototropique dépend exclusivement des yeux composés.* Si, dans certaines conditions (troisième partie, § IX), le vernissage des ocelles entraîne une modification du rapport de rectitude et de l'angle de polarisation, ces organes n'ont aucun rôle direct dans l'orientation axiale. Ils interviennent exclusivement en modifiant la réactivité générale des Criquets ainsi que nous le verrons ci-dessous.

2° *La précision de l'orientation phototropique est directement liée à la qualité et à la quantité des ommatidies* (troisième partie, § IX). L'angle de polarisation et le rapport de rectitude diminuent au cours de la vie larvaire et chez les adultes jeunes, alors que l'œil achève sa croissance et que les ommatidies s'allongent. Le phénomène s'inverse quand, ultérieurement, les dimensions de la rétine et du cristallin régressent. Bien que fonctionnelles dès leur formation, les jeunes ommatidies ne permettent pas une bonne orientation.

3° *La précision de l'orientation axiale dépend également de la pigmentation des ommatidies.* Rapport de rectitude et angle de polarisation croissent très rapidement au cours du vieillissement des adultes mâles, alors que disparaissent les pigments ommatidiens. La dépigmentation est peu marquée chez les adultes femelles dont l'orientation axiale demeure remarquablement précise jusqu'à la fin de la période d'activité sexuelle. L'orientation des adultes Solitaires, dont les yeux sont non pigmentés, est défectueuse.

4° Toute désorganisation même minime des ommatidies (mues, déshydratation) altère l'orientation phototropique.

b) Rôle de « l'état tonique » des sujets.

Une forte réactivité et une grande précision de l'orientation, ou inversement, vont de pair. En effet, les interventions, qui provoquent un accroissement de la réactivité générale, entraînent également une augmentation de la précision de l'orientation axiale. C'est ce que nous constatons après implantation de corps allates, stimulation mécanique, vernissage partiel des ocelles aux forts éclairements (troisième partie, § VIII). Inversement, angle de polarisation et rapport de rectitude augmentent lorsque, expérimentalement, nous diminuons la « réactivité » des Criquets : vernissage des ocelles aux faibles lumières.

c) Les facteurs externes.

L'action directe des facteurs externes dans l'orientation phototropique est difficilement dissociable de leur rôle dans le déterminisme de la réactivité générale. Quoi qu'il en soit, l'exposition aux fortes intensités lumineuses et aux températures élevées amoindrit la réactivité générale et inhibe l'action directrice des rayons lumineux (deuxième partie, § VI).

Rapport de rectitude et angle de polarisation sont deux aspects différents des processus d'orientation. S'ils sont tous les deux fonction de la température ambiante et de l'intensité des excitations oculaires, le rapport de rectitude dépend plus spécialement de l'état des ommatidies, alors que l'angle de polarisation est sensible aux fluctuations de la réactivité générale. C'est ainsi que les implantations de corps allates sont sans effet sur le premier de ces deux paramètres, alors qu'elles provoquent une diminution de l'angle de polarisation. De même, les variations de la période de latence et de l'angle de polarisation, au cours des stades larvaires, sont rigoureusement parallèles.

La vitesse de progression des Criquets est indépendante de l'éclairement. Elle croît avec la température, car elle est directement liée au niveau métabolique des Locustes ($Q10 = 2$). Elle dépend, dans une certaine mesure, de la réactivité générale. En effet, les implantations de corps allates (apport d'hormone juvénile), les excitations mécaniques et optomotrices l'accroissent alors que l'ecdysone et le vernissage des ocelles ont un effet dépressif.

En définitive, les réactions phototropiques du Criquet migrateur sont exceptionnellement intenses à basse température et en éclairement faible. Mais par suite de l'existence des phénomènes de photo et de thermo-inhibition que nous avons mis en évidence, elles s'atténuent dès que la température ambiante ou l'intensité lumineuse s'élèvent. Ces réactions peuvent alors être masquées et même inhibées par les réponses à d'autres stimuli (olfactifs, gustatifs, géotropique, inter-

attractivité sociale). Dans la nature, le phototropisme ne peut donc se manifester que durant des périodes limitées. Au lever du soleil (température et luminosité faibles), les Criquets deviennent actifs et gagnent, en une lente ascension, les extrémités ensoleillées des végétaux leur servant de perchoir. Au cours de la journée, les Locustes sont attirés par les plages ensoleillées tant que *la température ambiante est inférieure à leur thermopréférendum*. Si le ciel est nuageux *(faible luminosité)* les Criquets se rassemblent sur une feuille blanche mais évitent le blanc si le jour est très clair. Il n'a jamais été possible d'établir une quelconque relation entre la direction des migrations et celle des rayons lumineux ou la position du soleil. Si le phototropisme vrai ne joue dans la vie du Criquet qu'un rôle discret, la lumière a par contre une importance considérable que seules les études tropistiques permettent d'estimer. Elle détermine le rythme nycthéméral des Criquets et conditionne, synergiquement à d'autres facteurs, l'état de réceptivité (réactivité générale) des centres nerveux supérieurs. « Stimulus-agent » dans les réactions phototropiques, la lumière intervient comme « stimulus-significatif » dans les réactions photoménotaxiques et lors de la constitution des « basking-groups ». Les Criquets gagnent les zones éclairées ou s'orientent perpendiculairement aux rayons lumineux pour se chauffer, car dans la radiation solaire lumière et chaleur sont normalement associées.

L'étude des réactions à la lumière de *Locusta migratoria* s'est avérée fort fructueuse car, pour interpréter les réponses tropistiques, nous avons dû analyser le rôle de l'hormone juvénile, le fonctionnement des corps allates et du système neurosécréteur des adultes, la structure et l'évolution du complexe oculo-ocellaire. Les auteurs qui, ironiquement, ont qualifié le phototropisme de « tropisme de laboratoire » méconnaissent les multiples enseignements que l'on peut tirer de son étude. Ils ont voulu en faire une entité, or nous venons de constater que le phototropisme est indissolublement lié à la physiologie de l'Insecte.

TABLEAU XIII. — VARIATIONS DES CARACTÉRISTIQUES DU PHOTOTROPISME DU CRIQUET MIGRATEUR AU COURS DES DIFFÉRENTES PHASES DE SON DÉVELOPPEMENT

STADES		PHASE « GRÉGARIA »					PHASE « SOLITARIA »				
		Période de latence (en sec.)	*Rapport de rectitude*	*Angle de polarisation* (en degrés)	*Vitesse réelle* (cm/s)	*Vitesse apparente* (cm/s)	*Période de latence* (en sec.)	*Rapport de rectitude*	*Angle de polarisation* (en degrés)	*Vitesse réelle* (cm/s)	*Vitesse apparente* (cm/s)
1er stade ...		16,60	1,066	32,60	1,70	1,78	20,10	1,057	25,00	0,81	0,76
2e stade		25,20	1,063	28,90	2,10	1,98	22,70	1,042	24,10	1,60	1,53
3e stade		34,60	1,058	27,40	2,20	2,08	26,60	1,036	23,50	1,74	1,68
4e stade		48,70	1,041	26,80	2,56	2,46	32,20	1,034	22,50	1,96	1,89
5e stade		68,20	1,036	25,50	3,07	2,96	47,60	1,033	22,00	2,20	2,12
Adultes ♂	I	97,88	1,058	21,45	3,17	2,79	49,50	1,047	37,45	2,15	2,09
	II	92,75	1,042	26,90	3,19	2,71					
	III a	94,65	1,042	33,10	2,71	2,07	55,40	1,062	38,04	2,21	2,08
	III b	100,70	1,053	38,20	2,08	2,00	66,55	1,073	45,60	1,96	1,83
	III c	104,80	1,057	39,10	2,02	1,90	67,55	1,074	47,25	1,70	1,58
	III d	106,85	1,066	42,65	1,82	1,71	75,65	1,086	48,10	1,65	1,51
	IV	61,30	1,081	53,95	1,94	1,80	56,35	1,095	52,50	1,61	1,47
Adultes ♀	I	137,95	1,036	15,45	3,29	2,71	73,95	1,048	15,20	2,39	2,28
	II	196,70	1,025	11,40	3,30	2,68					
	III a	246,15	1,020	9,90	2,95	2,64	107,90	1,025	10,50	2,26	2,20
	III b	296,05	1,016	9,40	2,60	2,55	116,00	1,017	8,10	2,10	2,06
	III c	291,60	1,014	9,95	2,29	2,25	116,80	1,018	8,65	1,78	1,75
	III d	328,25	1,012	10,25	2,30	2,27	150,75	1,015	10,90	1,72	1,68
	IV	248,50	1,015	10,20	2,18	2,14	105,40	1,020	10,80	1,73	1,70

TABLEAU

VARIATIONS DES CARACTÉRISTIQUES DU PHOTROPISME DU

AGE EN JOURS		GRÉGAIRES			
		Période de latence (en sec.)	*Rapport de rectitude*	*Angle de polarisation* (en degrés)	*Vitesse réelle* (cm/s)
1er stade.	0	9,60	1,160	46,80	1,15
	1	25,00	1,094	29,00	1,25
	2	18,40	1,075	29,00	1,50
	3	16,60	1,066	32,60	1,70
	4	40,00	1,080	34,00	1,65
	5	56,10	1,099	35,80	1,40
	6				
	7				
	8				
2e stade.	1	33,40	1,110	43,10	1,65
	2	14,80	1,068	28,00	1,94
	3	25,20	1,063	28,90	2,10
	4	32,40	1,076	37,00	1,94
	5	44,00	1,113	47,70	1,74
	6				
3e stade.	1	45,00	1,087	47,50	1,95
	2	40,00	1,060	33,10	1,98
	3	34,60	1,058	27,40	2,20
	4	44,60	1,065	36,00	1,94
	5	92,80	1,074	43,00	1,74
	6				
	8				
4e stade.	1	97,50	1,081	42,60	2,10
	2	28,50	1,040	27,20	2,45
	3	48,70	1,041	26,80	2,56
	4	79,00	1,043	26,70	2,57
	5	98,30	1,050	30,50	2,20
	6	100,10	1,055	32,80	1,80
	7	—	—	—	—
	8	114,60	1,074	38,20	1,60
5e stade.	1	184,50	1,054	38,50	2,29
	2	93,60	1,043	35,20	2,36
	3	63,70	1,040	25,00	2,87
	4	—	—	—	—
	5	68,20	1,037	25,50	3,07
	6	68,20	1,036	26,00	3,07
	7	—	—	—	—
	8	80,00	1,036	26,00	2,95
	9	—	—	—	—
	10	203,40	1,070	39,30	2,13
	11	—	—	—	—
	12	—	—	—	—
	13	247,40	1,090	43,60	1,92

XIV

CRIQUET MIGRATEUR AU COURS DU DÉVELOPPEMENT LARVAIRE

	SOLITAIRES				
Vitesse apparente (cm/s)	*Période de latence* (en sec.)	*Rapport de rectitude*	*Angle de polarisation* (en degrés)	*Vitesse réelle* (cm/s)	*Vitesse apparente* (cm/s)
0,99	8,90	1,096	34,10	0,84	0,77
1,14	25,30	1,075	30,20	0,85	0,80
1,40	13,30	1,062	24,50	0,86	0,81
1,78	—	—	—	—	—
1,53	20,10	1,037	25,00	0,81	0,76
1,27	21,00	1,065	26,80	0,75	0,70
	39,40	1,067	27,00	0,71	0,66
	60,00	1,075	30,00	0,70	0,65
	79,00	1,080	32,00	0,66	0,61
1,48	51,60	1,070	29,00	1,44	1,34
1,81	18,90	1,053	25,00	1,45	1,38
1,98	22,70	1,042	24,10	1,60	1,53
1,80	28,90	1,041	25,00	1,39	1,33
1,56	53,90	1,046	28,30	1,25	1,20
	72,50	1,078	32,30	1,04	0,96
1,79	53,60	1,061	29,00	1,65	1,55
1,87	38,15	1,048	26,00	1,70	1,62
2,08	26,60	1,036	23,50	1,74	1,68
1,82	27,40	1,036	23,50	1,76	1,70
1,62	39,40	1,050	29,00	1,56	1,48
	51,50	1,060	31,80	1,35	1,27
	91,35	1,078	40,00	1,28	1,19
1,94	74,30	1,076	35,00	1,63	1,51
2,35	51,10	1,042	28,00	1,75	1,68
2,46	46,20	1,040	24,80	1,85	1,78
2,46	32,20	1,034	22,50	1,96	1,89
2,10	44,50	1,034	24,30	1,96	1,89
1,71	56,70	1,048	31,00	1,80	1,72
—	70,00	1,059	34,50	1,59	1,50
1,49	98,00	1,063	35,70	1,58	1,48
2,17	90,50	1,039	35,30	1,87	1,76
2,16	86,50	1,031	32,30	2,10	2,00
2,76	50,00	1,040	29,30	2,22	2,13
—	45,70	1,038	26,00	2,25	2,17
2,96	47,60	1,033	22,00	2,25	2,18
2,96	47,60	1,033	22,00	2,20	2,12
—	59,10	1,032	25,30	2,06	2,00
2,85	—	1,034	—	2,05	1,98
—	67,50	1,051	32,50	1,88	1,79
2,00	73,70	1,056	38,00	1,83	1,74
—	83,00	1,065	38,00	1,82	1,71
—	97,00	1,080	39,00	1,71	1,58
1,76	140,00	1,085	43,40	1,64	1,51

TABLEAU

VARIATIONS DES CARACTÉRISTIQUES DU PHOTOTROPISME DU

0° C : 28° C. Eclairement : 50 lux.

AGE EN JOURS		MÂLES			
		Période de latence (en sec.)	*Rapport de rectitude*	*Angle de polarisation* (en degrés)	*Vitesse réelle* (cm/s)
I.	1	225,80	1,073	25,00	2,940
	3	82,20	1,060	21,20	3,205
	6	41,50	1,056	16,10	3,200
	8	48,40	1,053	20,00	3,216
	10	91,50	1,050	25,00	3,280
II.	13	93,20	1,053	26,90	3,260
	15	95,80	1,049	26,50	3,200
	17	99,70	1,046	26,00	3,280
	20	96,20	1,038	26,50	3,160
	22	88,90	1,036	25,75	3,180
	24	87,50	1,035	26,50	3,100
	27	88,80	1,040	27,50	3,200
	29	89,20	1,040	26,30	3,156
	32	95,30	1,040	30,00	3,156
III a.	34	90,70	1,037	32,00	3,000
	36	93,20	1,038	32,00	2,892
	41	95,40	1,041	32,60	2,775
	43	93,90	1,040	32,00	2,713
	45	98,00	1,046	33,75	2,580
	48	96,70	1,050	36,00	2,300
III b.	50	96,80	1,054	36,50	2,080
	52	97,40	1,052	37,50	2,100
	55	99,30	1,050	37,75	2,100
	57	106,20	1,054	37,50	2,120
	59	105,60	1,051	40,00	2,010
	62	104,90	1,055	40,00	2,060
III c.	64	109,70	1,058	40,00	2,070
	66	108,10	1,057	38,90	2,060
	69	100,00	1,054	38,85	2,070
	71	101,00	1,057	38,50	1,970
	73	108,00	1,056	37,50	2,020
	76	104,00	1,060	40,80	1,900
III d.	78	106,00	1,063	42,00	1,800
	80	104,30	1,065	42,00	1,850
	83	110,30	1,066	42,50	1,800
	85	103,10	1,067	43,00	1,800
	87	110,50	1,068	43,75	1,860
IV.	90	58,00	1,068	42,00	1,800
	92	68,20	1,088	42,00	2,000
	94	66,20	1,078	45,00	1,950
	97	56,72	1,082	60,00	2,000
	99	51,30	1,075	60,00	2,000
	102	65,40	1,091	60,00	1,980
	107	65,40	1,080	60,00	1,910
	109	59,20	1,083	62,50	1,900

XV

CRIQUET MIGRATEUR (ph. grégaria) AU COURS DE LA VIE IMAGINALE

25 animaux par expérience.

	FEMELLES				
Vitesse apparente (cm/s)	*Période de latence* (en sec.)	*Rapport de rectitude*	*Angle de polarisation* (en degrés)	*Vitesse réelle* (cm/s)	*Vitesse apparente* (cm/s)
2,570	231,70	1,090	24,00	3,140	2,300
2,730	160,00	1,020	16,40	3,311	2,570
2,890	56,60	1,024	14,50	3,300	2,850
2,850	70,60	1,023	11,00	3,412	2,930
2,900	170,90	1,025	11,30	3,300	2,920
3,303	197,30	1,023	12,60	3,230	2,880
3,070	198,30	1,022	11,40	3,296	2,900
2,810	199,00	1,025	11,40	3,350	2,730
2,900	205,40	1,027	12,00	3,396	2,720
2,870	196,80	1,028	12,30	3,330	2,650
2,520	182,10	1,026	12,20	3,300	2,580
2,440	182,10	1,026	10,00	3,260	2,550
2,420	196,70	1,028	9,80	3,250	2,550
2,360	212,30	1,022	10,80	3,270	2,600
2,350	215,40	1,026	10,00	3,130	2,530
2,030	237,60	1,020	10,30	3,050	2,650
2,020	211,20	1,016	8,30	2,800	2,660
2,020	262,20	1,013	10,10	2,900	2,660
2,020	298,80	1,020	10,00	2,890	2,660
1,970	251,60	1,023	10,60	2,940	2,700
1,970	269,40	1,021	10,40	2,740	2,680
2,000	324,10	1,013	8,75	2,730	2,700
2,000	269,20	1,019	10,00	2,600	2,550
2,010	375,60	1,014	9,20	2,510	2,470
1,910	286,50	1,016	9,00	2,540	2,500
1,950	251,50	1,013	9,00	2,460	2,430
1,950	263,60	1,015	9,00	2,500	2,460
1,950	280,00	1,014	10,00	2,300	2,270
1,960	392,40	1,012	10,00	2,300	2,270
1,860	250,90	1,016	10,00	2,100	2,060
1,920	274,60	1,014	10,70	2,200	2,170
1,800	288,10	1,012	10,00	2,300	2,270
1,700	378,40	1,010	10,00	2,310	2,280
1,740	413,20	1,013	10,00	2,350	2,320
1,690	414,00	1,012	10,00	2,300	2,270
1,690	191,30	1,010	10,60	2,250	2,230
1,740	244,30	1,015	10,50	2,310	2,270
1,680	327,00	1,020	10,00	2,300	2,250
1,840	322,00	1,010	10,00	2,300	2,270
1,810	316,30	1,010	10,00	2,300	2,280
1,850	244,30	1,010	9,50	2,200	2,170
1,860	215,30	1,010	10,00	2,200	2,170
1,810	201,20	1,015	9,50	2,100	2,070
1,770	197,30	1,020	10,00	2,050	2,010
1,750	165,20	1,025	12,50	1,980	1,930

TABLEAU

VARIATIONS DES CARACTÉRISTIQUES DU PHOTOTROPISME DU

AGE EN JOURS		MÂLES			
		Période de latence (en sec.)	*Rapport de rectitude*	*Angle de polarisation* (en degrés)	*Vitesse réelle* (cm/s)
I + II.	1	70,80	1,063	45,00	2,02
	3	56,00	1,044	37,50	2,10
	5	50,40	1,042	35,00	2,20
	8	40,00	1,042	34,75	2,25
	10	30,15	1,045	35,00	2,20
III a.	12	35,20	1,048	36,75	2,25
	15	47,40	1,050	36,00	2,30
	17	54,32	1,048	37,00	2,30
	20	60,20	1,063	36,50	2,25
	22	65,10	1,074	38,00	2,20
	24	66,60	1,075	40,00	2,10
	26	68,80	1,075	42,00	2,10
III b.	29	65,00	1,080	46,00	2,03
	31	68,10	1,075	46,00	2,06
	33	69,20	1,072	46,00	2,00
	36	64,40	1,071	45,00	2,00
	38	62,90	1,068	46,00	1,88
	40	66,70	1,070	45,00	1,88
	43	69,60	1,074	45,00	1,91
III c.	45	66,10	1,071	47,50	1,80
	47	69,10	1,072	47,50	1,81
	50	67,05	1,075	47,50	1,65
	52	66,20	1,073	47,00	1,65
	54	69,65	1,075	46,00	1,65
	57	67,10	1,080	48,00	1,65
III d.	59	79,90	1,082	46,00	1,64
	61	82,40	1,085	46,00	1,63
	64	75,35	1,083	47,50	1,63
	66	73,50	1,092	49,00	1,65
	68	74,85	1,087	50,00	1,64
	71	68,00	1,090	50,00	1,68
IV.	73	67,00	1,091	50,00	1,61
	75	64,80	1,092	52,75	1,62
	78	62,20	1,093	55,00	1,60
	80	53,60	1,088	52,00	1,62
	83	49,70	1,097	52,50	1,67
	85	53,40	1,100	52,00	1,62
	87	52,25	1,096	52,00	1,60
	89	52,50	1,093	52,50	1,53
	92	58,20	1,096	52,00	1,61
	94	57,10	1,104	52,25	1,67
	96	58,00	1,094	53,50	1,60
	99	57,50	1,099	53,75	1,63

XVI

CRIQUET MIGRATEUR AU COURS DE LA VIE IMAGINALE (Solitaires)

	Femelles				
Vitesse apparente (cm/s)	*Période de latence* (en sec.)	*Rapport de rectitude*	*Angle de polarisation* (en degrés)	*Vitesse réelle* (cm/s)	*Vitesse apparente* (cm/s)
1,90	95,65	1,074	21,75	2,03	1,90
2,01	73,95	1,057	16,80	2,38	2,25
2,11	69,30	1,037	12,50	2,46	2,37
2,16	61,60	1,038	12,33	2,54	2,45
2,10	69,30	1,042	12,50	2,56	2,45
2,14	83,75	1,040	12,00	2,26	2,17
2,20	107,05	1,038	12,00	2,30	2,21
2,20	106,40	1,030	12,00	2,28	2,21
2,12	110,00	1,023	12,65	2,28	2,23
2,04	119,15	1,015	8,40	2,24	2,21
1,95	125,00	1,014	8,00	2,27	2,24
1,95	103,80	1,015	8,50	2,22	2,19
1,88	117,60	1,015	8,40	2,40	2,36
1,92	119,90	1,016	8,00	2,10	2,06
1,86	132,20	1,016	9,20	2,25	2,21
1,87	114,81	1,015	7,50	2,13	2,10
1,76	112,50	1,017	6,00	1,95	1,92
1,76	105,70	1,018	10,00	2,00	1,96
1,78	109,30	1,020	7,50	1,90	1,86
1,68	135,75	1,017	6,70	1,81	1,78
1,69	106,30	1,014	8,00	1,85	1,82
1,53	113,20	1,021	8,40	1,80	1,76
1,53	117,10	1,021	8,40	1,80	1,76
1,53	101,70	1,017	10,50	1,75	1,72
1,53	126,70	1,020	10,00	1,68	1,65
1,51	122,55	1,016	12,50	1,60	1,57
1,50	168,60	1,014	12,00	1,66	1,62
1,50	189,00	1,015	12,50	1,72	1,67
1,51	158,50	1,015	10,00	1,76	1,71
1,51	160,80	1,014	10,00	1,80	1,76
1,54	104,90	1,016	8,40	1,81	1,77
1,48	109,60	1,015	10,00	1,75	1,72
1,48	108,05	1,018	10,00	1,73	1,70
1,47	108,70	1,017	10,00	1,76	1,73
1,49	103,30	1,016	12,50	1,75	1,72
1,52	106,70	1,014	10,00	1,72	1,70
1,47	106,60	1,020	10,00	1,73	1,70
1,46	107,64	1,023	10,50	1,71	1,67
1,40	100,40	1,028	11,50	1,74	1,69
1,48	97,30	1,028	12,50	1,70	1,65
1,51					
1,46					
1,48					

BIBLIOGRAPHIE

Abbot (C. H.), 1918. — Reactions of land Isopods to light. *J. Exp. Zool.*, **27**, p. 193-246.

Allan (W. J.), 1933. — The movement and breeding of locust swarms. *Ann. Bull. depart. Agric. N. Rhod.*, **2**, p. 25-34.

Albrecht (F. O.), 1953. — *The anatomy of the Migratory Locust.* Athlone Press.

Albrecht (F. O.), Verdier (M.) et Blackith (R. E.), 1958. — Détermination de la fertilité par l'effet de groupe chez le Criquet migrateur. *Bull. Biol. Fr. et Belg.*, **92**, fasc. 4.

Alverdes (F.), 1923. — Beobachtungen an Ephemeriden und Libellularven. *Biol. Centralbl.*, **43**, p. 577.

Arvy (L.) et Gabe (M.), 1952. — Données histophysiologiques sur les formations endocrines rétrocérébrales de quelques Odonates. *Ann. Sci. Nat., Zool.*, **14**, fasc. 1, p. 345-375. — 1953. Particularités histophysiologiques des glandes endocrines céphaliques de *Tenebrio molitor*. *C. R. Acad. Sci.*, **237**, p. 844-846. — 1954. The intercerebralis - cardiacum - allatum system of some Plecoptera. *Biol. Bull.*, **106**, p. 1-14.

Arvy (L.), Bounhiol (J. J.) et Gabe (M.), 1953 *a*. — Données histophysiologiques sur la neurosécrétion chez *Bombyx mori* L. et sur ses rapports avec les glandes endocrines. *Bull. Biol., Fr. et Belg.*, **87**, 3, p. 323-333. — 1953 *b*. Déroulement de la neurosécrétion protocérébrale chez *Bombyx mori* au cours du développement post-embryonnaire. *C. R. Acad. Sci.*, **256**, p. 627-629.

Autrum (H.) et Burkardt (D.), 1961. — Spectral sensitivity of single visual cells. *Nature*, G. B., n° 4776, p. 639.

Autrum (H.) et Metschl (N.), 1961. — Beziehungen zwischen Lichtreiz und Erregung im Ocellus nerven von *Calliphora erythrocephala*. *Z. Natursforsch., B, Dtsch.*, **16**, n° 6, p. 384-388.

Axenfeld (D.), 1899. — Quelques observations sur la vue des Arthropodes. *Arch. Ital. Biol.*, **31**.

Baerends (G. P.), 1958. — The contribution of ethology to the study of the causation of behaviour. *Acta Physiol. Pharmacol. Neerl.*, **7**, n° 4, p. 466-497.

Beetsma (J.), Ruiter (L. de) et Wilde (L. de), 1962. — Possible influence of neotenine and ecdyson on the sign of phototaxis in the eyed hawk Caterpillar *(Smerinthus ocellata)*. *J. Insect Physiol.*, G. B., **8**, p. 251-257.

Bernard (F.), 1937. — Recherches sur la morphogénèse des yeux composés d'Arthropodes. Développement, croissance, réduction. *Bull. Biol. Fr. et Belg.*, suppl. **23**, 162 p.

Bernard (J.), 1963. — Contribution à l'étude du phototropisme des larves de Fourmilion. *C. R. Soc. Zool.*, **137**, n° 5-6, p. 482-492.

Bliss (D. E.), 1962. — Neuro-endocrin control of locomotor activity in the Land Crab *Gecarcinus lateralis*. *Proc. III Intern. Symp. Neurosecretion*, Bristol, 1961, Academic Press, Lond., N. Y., p. 391-410.

Bodenheimer (F. S.), 1929. — Studien Zur Epidemiologie, Okologie und Physiologie der Afrikanischen Wanderheuschrecke *(Schistocerca gregaria)*. *Z. ang. Entomol.*, **15**, p. 435-557. — 1930. Contribution to the knowledge of *citrus* insects in Palestine. *Hadar*, Tel-Aviv, **3**, 1, 19 p. — 1934. Ueber die Temperaturabhangigkeiten der Insekten. IV. Ueber die Körpertemperature der Insekten. *Zool. Jb. (Syst.)*, Jena, **66**, p. 131-151.

Bohn (G.) et Drzewina (A.), 1920. — Variation de la sensibilité à l'eau douce des *Convoluta*, suivant les états physiologiques et le nombre des animaux en expérience. *C. R. Acad. Sci.*, **171**, p. 1023.

Boistel (J.) 1960. — Caractéristiques fonctionnelles des fibres nerveuses et des récepteurs tactiles et olfactifs des Insectes. *Thèse Paris*, 1957.

Boistel (J.) et Corabœuf (E.), 1954. — Action excitante de l'anhydride carbonique sur l'activité électrique du nerf isolé d'Insecte. *J. Physiol.*, **46**, p. 258-261.

Bozler (E.), 1926. — Experimentelle Untersuchungen über die Funktion der Stirnauges der Insekten. *Z. vergl. Physiol.*, **3**, p. 145-182.

Brandt (H.), 1937. — Untersuchungen über die andrung der photo und geotaktischen Reaktionen der Nonnenraupe *Lymantria monacha* L. im Verlaufe des Raupenlebens. *Z. vergl. Physiol.*, **24**, p. 188-197.

Brown (F. A.) et Hall (B. V.), 1936. — The directive influence of light upon *Drosophila melanogaster* Meig. and some of its eye mutants. *J. Exp. Zool.*, **74**, p. 205-220.

Cajal (S. R.), 1918. — Observaciones sobre la estructura de los ocelos y vas nerviosas ocelares de algunos insectos. *Trab. Lab. Invest. Biol.*, Univ. Madrid, **16**, p. 109-139.

Carlisle (D. B.) et Ellis (P. E.), 1959. — La persistance des glandes céphaliques ventrales chez les Criquets solitaires. *C. R. Acad. Sci.*, **249**, n° 12, p. 1059-1060. — 1961. Endocrine glands and phase in Locusts. *Symp. Genet. Ital.*, **10**, p. 219-224.

Carpenter (F. W.), 1905. — The reactions of the Pomace-fly : *Drosophila ampelophila* (loew) to light, gravity and mechanical stimulation. *Amer. Nat.*, **37**, p. 157-171. — 1908. Some reactions of *Drosophila* with special reference to convulsive reflexes. *J. Comp. Neuro. Psychol.*, **18**, p. 483.

Cassier (P.), 1960. — Le phototropisme du Criquet migrateur. *Bull. Soc. Zool., Fr.*, **85**, p. 165.

Cazal (P.), 1948. — Les glandes endocrines rétrocérébrales des Insectes (Etude morphologique). *Bull. Biol. Fr. et Belg.*, Suppl. **33**, p. 1-227.

Cazal (P.) et Guerrier (Y.), 1946. — Recherches sur les glandes endocrines rétrocérébroïdiennes des Insectes. I. Les Orthoptères. *Arch. Zool. Exp. Gen.*, **84**, p. 303-334.

Chapman (R. F.), 1955 *a*. — A laboratory study of roosting behaviour in hoppers of the African migratory Locust. *Anti-Locust Bull.*, **19**, 40 p. — 1955 *b*. Roosting behaviour in some African grasshoppers. *Ent. Mon. Marg.* Lond., **91**, p. 76-81. — 1959 *a*. Responses of *Locusta migratoria migratorioides* R. and F. to light in the laboratory. *Brit. J. Anim. Behav.*, **2**, p. 146-152. — 1959 *b*. Field observations on the behaviour of hoppers of the Red Locust. *Anti Locust Bull.*, **33**, 51 p.

Chauvin (R.), 1941 *a*. — Notes sur la physiologie comparée des Orthoptères. I. Sur le phototropisme des Orthoptères. *Bull. Soc. Ent., Fr.*, **46**, n° 10, p. 150. — 1941 *b*. Contribution à l'étude physiologique du Criquet pèlerin et du déterminisme du phénomène grégaire. *Ann. Soc. Ent., Fr.*, **110**, p. 133-272. — 1941 *c*. Variations du phototropisme du Criquet pèlerin *(Schistocerca grégaria)* suivant différentes longueurs d'ondes. *Bull. Soc. Zool., Fr.*, **66**, p. 27-32. — 1947. Observations et expériences sur les facteurs qui contrôlent le déplacement des bandes larvaires du Criquet marocain *(Dociostaurus maroccanus)* (Orth. Acrid.). *Ann. Epiph., Paris,* **13**, fasc. 1, p. 5-17.

Clarke (G. L.) et Wolf (E.), 1932. — The mechanisms of the tropistic reactions and the strychnine effect in *Daphnia*. *J. Gen. Physiol.*, **16**, p. 99-105.

Cole (W. H.), 1922. — Note on the relation between photic stimulation and the rate of locomotion in *Drosophila*. *Science*, **55**, p. 678-679.

Cornwell (P. B.), 1955. — The functions of the ocelli of *Calliphora* (Diptera) and *Locusta* (Orthoptera). *J. Exp. Biol.*, **32**, p. 217-237.

Crozier (W. J.) et Frederighi (H.), 1924. — The orientation of animals by opposed beams of light. *J. gen. Physiol.*, **8**, n° 6, p. 671-684.

Day (M. F.), 1943. — The fonction of the corpus allatum in muscoid Diptera. *Biol. Bull.*, **84**, p. 127-140.

Deschamps (M.), 1962 *a*. — Notes sur le comportement, dans les conditions naturelles, des larves solitaires de *Locusta migratoria migratorioides* R. et F. (Orth. Acrididæ). *Rev. Path. veg. Entomol. agric., Fr.*, **40**, n° 3, p. 145-186. — 1962 *b*. Etude écologique du Criquet migrateur africain (*Locusta migratoria migratorioides* R. et F.) en 1959, dans la partie méridionale de son aire de

grégarisation sur le Niger (vallée inférieure du Bam). Confrontation avec les études antérieures. *Rev. Path. vég. Entom. agric., Fr.*, **41**, nos 3 et 4, 1962, p. 131-297.

Desroche (P.), 1912. — Réactions des Chlamidomonas aux agents physiques. *Thèse Paris.*

Dolley (W. L.), 1917. — The rate of locomotion in *Vanessa antiopa* in intermittent light and in continuous light of different illuminations and its bearing on the continuous action theory of orientation. *J. exp. Zool.*, **23**, p. 507-518.

Dufay (C.), 1956. — Etude du phototropisme de *Triphæna pronuba* L. (Lépid. phalænidæ). Mise en évidence d'un seuil minimum de réaction. *C. R. Acad. Sci.*, **243**, p. 1153-1155.

Dürrwächter (G.), 1957. — Untersuchungen über die Phototaxis und Geotaxis einiger *Drosophila* Mutanten nach Aufzucht in verschiedenen Lichtbedingungen. *Z. Tierpsychol.*, **14**, p. 1.

Edney (E. B.), 1937. — A study of spontaneous locomotor activity in African Migratory locust (*Locusta migratoria migratorioides* R. et F.). *Bull. Ent. Res.*, Lond., **28**, p. 243-278.

Ellis (P. E.), 1950. — Marching in locust hoppers of the solitary phase. *Nature (Lond.)*, **166**, p. 151-152. — 1951. The marching behaviour of hoppers of the African migratory Locust (*Locusta migratoria migratorioides* R. et F.) in the laboratory. *Anti-Locust Bull.*, p. 7. — 1953. The gregarious behaviour of marching *Locusta migratoria migratorioides* (R. et F.) hoppers. *J. exp. Biol.*, **30**, p. 214-234. — 1962. The influence of certain environmental factors on learning and aggregation in locust hoppers. *Animal behaviour*, **11**, 1, p. 142-151. — 1963. An experimental study of feeding, basking, marching and pottering in Locust nymphs. *Behaviour*, **20**, 3-4, p. 283-310.

Ellis (P. E.) et Ashall (C.), 1957. — Field studies on diurnal behaviour movement and aggregation in the Desert Locust *(Schistocerca gregaria Forskäl). Anti-Locust Bull.*, Lond., n° 25, 94 p.

Ellis (P. E.) et Hoyle (G.), 1954. — A physiological interpretation of the marching of hoppers of the African Migratory Locust (*Locusta migratoria migratorioides* R. et F.). *J. exp. Biol.*, **31**, p. 271-279.

Engelmann (F.), 1957. — Die Stewerung der ovarfunktion bei der ovoviviparen schabe *Leucophæa maderæ* (Fabr.). *J. Insect. Physiol.*, **1**, p. 257-278. — 1960. Mechanisms controlling reproduction in two viviparous cockroaches *(Blattaria). Ann. N. Y. Acad. Sci.*, **89**, p. 516-536.

Everly (R. T.), 1929. — Preliminary experiments on the jumping reactions of *Melanoplus differentialis* Uhler. *Ohio J. Sci.*, **29**, p. 309-315.

Fardon (J. C.), Carroll (M. J.) et Sullivan (W. A.), 1937. — Phototropic response of *Drosophila melanogaster* and its mutants. *Studies Inst. Div. Thomæ*, **1**, p. 117-135.

Fingerman (M.), 1952. — The role of the eye-pigments of *Drosophila melanogaster* in photic orientation. *J. exp. Zool.*, **120**, p. 131-164.

Formigoni (A.), 1956. — Neurosécrétion et organes endocrines chez *Apis mellifica* L. *Ann. Sci. Nat. Zool.*, 11e série, **18**, p. 283-291.

Fraenkel (G.), 1930. — Die Orientierung von *Schistocerca gregaria* zu stablender Wärme. *Z. Vergl. Physiol.*, **13**, p. 301-313. — 1931. Die Mechanik der Orientierung der Tiere im Raum. *Biol. Rev.*, **6**, 6-87.

Fraenkel (G.) et Gunn (D. L.), 1940. — *The orientation of animals. Kineses, taxes, and compass reactions.* Oxford, Clarendon Press, 352 p.

Fraser (A.), 1957. — Neurosecretory cells in the Brain of the larva of *Lucilia cæsar* L. *Nature*, **179**, 4553, p. 257.

Friederichs (H.), 1931. — Die Funktionen der Ocellen bei den Lepidopteren. *Int. ent. Z.*, **25**, p. 326-332.

Gabe (M.), 1953. — Sur quelques applications de la coloration par la fuschine paraldéhyde. *Bull. Micr. appl.*, **3**, p. 153-162.

Garrey (W. E.), 1917. — Proof of the tension muscle theory of heliotropism. *Proc. Nat. Acad. Sci.*, U. S., **3**, p. 602-609.

Goetze (G.), 1927. — Untersuchungen an Hymenopteren über das Vorkommen und die Bedeutung der Stirnocellen. *Zool. Jb., Abt. Zool. Physiol.*, **44**, p. 211.

Goldsmith (M^lle M.), 1921. — Les réactions phototropiques de quelques animaux marins. *C. R. Acad. Sci.*, **173**, p. 1026-1028.

Goldsmith (T. H.), 1960. — The nature of the retinal action potential and the spectral sensitivities of ultra-violet and green receptor systems of the compound eye of the worker honey bee. *J. Gen. Physiol.*, U. S. A., **43**, p. 775-799.

Goldsmith (T. H.) et Ruck (P. R.), 1958. — The spectral sensitivities of the dorsal ocelli of cockroaches and honey bees. An electrophysiological study. *J. Gen. Physiol.*, U. S. A., **41**, n° 6, p. 1171-1185.

Goustard (M.), 1956. — Le complexe oculo-ocellaire et le comportement spatio-cinétique chez *Blatella germanica*. *C. R. Acad. Sci.*, **242**, p. 1517-1518. — 1958. Réaction phototropique et régulation du comportement chez l'imago mâle de *Blatella germanica*. *Bull. Biol. Fr. et Belg.*, suppl. n° 45, Thèse.

Grassé (P.-P.), 1922. — Etude biologique sur le Criquet égyptien (*Orthacantharis ægyptia* L.). *Bull. Biol. Fr. et Belg.*, **56**, p. 545-578. — 1923. Sur le phototropisme de quelques Criquets. *C. R. Soc. Biol.*, **89**, p. 898-900. — 1942. L'essaimage des Termites, essai d'analyse causale d'un complexe instinctif. *Bull. Biol. Fr. et Belg.*, **76**, p. 347-382.

Grenacher (H.), 1879. — *Untersuchungen über das Sehorgane der Arthropoden, inbesondere der Spinnen, Insekten und Crustaceen*. Göttingen : Vandenhoek, Ruprecht.

Grison (P.), 1942. — Effet photokinétique de la lumière et de son intensité sur quelques Chrysomélides à l'état d'insectes parfaits. *Bull. Soc. Zool., Fr.*, **67**, p. 181. — 1943. Rythmes d'activité chez *Leptinotarsa decemlineata* Say, et leur importance pour l'étude du phototropisme. *Bull. Soc. Zool. Fr.*, p. 100-107. — 1956. Etude succincte de quelques tactismes chez les Doryphores, *Leptinotarsa decemlineata* Say (Col. *Chrysomelidæ*). *Physiol. Comp. décol.*, **4**, 2, p. 172-199.

Gross (A. C.), 1913. — The reactions of Arthropods to monochromatic lights of equal intensities. *J. exp. Zool.*, **14**, p. 467-514.

Graham (K.), 1959. — Release by flight exercice of a chemotropic response from photopositive domination in a Scolytid beetle. *Nature*, **184**, p. 283.

Gunn (D. L.), Perry (F. C.), Seymour (W. G.), Telford (T. M.), Wright (E. N.) et Yeo (D.), 1945. — Mass departure of Locust swarms in relation to temperature. *Nature*, **156**, p. 628.

Hanström (B.), 1927. — Ueber die Frage, ob funktionnel verschiedene Zapfen und stabchenartige Sehzellen im Komplexauge der Arthropoden vorkommen. *Z. f. Vergl. Physiol.*, **6**, p. 566-597.

Harnack (Von M.), 1958. — Histophysiological studies on the corpus allatum of *Leucophæa maderæ*. II. The effect of starvation. *Biol. Bull.*, **115**, n° 3, p. 521-529.

Harnack (Von M.) et Scharrer (B.), 1956. — A study of the corpora allata of gonadectomized *Leucophæa maderæ (Blattaria)*. *Anat. record.*, **125**, n° 3, p. 558.

Haskell (P. T.) et Moorhouse (J. E.), 1963. — A blood-borne factor influencing the activity of the central nervous system of the Desert Locust. *Nature*, **197**, n° 4862, p. 568.

Herms (W. B.), 1911. — The photic reactions of sarcophagid flies especially *Lucilia cæsar* and *Calliphora vomitoria* L. *J. Exp. Zool.*, **10**, p. 167-226.

Hesse (R.), 1908. — *Das Sehen der niederen Tiere*, Jena, 47 p.

Hess (Von C.), 1920. — Die Bedeutung des Ultraviolett für die Lichtreaktionen bei Gliederfüsslem. *Pfluger's Archiv.*, **185**.

Highnam (K. C.), 1958. — Activity of corpora allata during pupal diapause in *Mimas tiliæ* (Lepid.). *Quart. J. micr. Sci.*, G. B., **99**, n° 2, p. 171-180. — 1961 *a*. The histology of the neurosecretory system of the adult female Desert Locust, *Schistocerca gregaria*. *Quart. J. Micr. Sci.*, **102**, 1, p. 27-38. — 1961 *b*. Induced changes in the amounts of materiel in the neurosecretory system of the Desert Locust. *Nature*, **191**, n° 4784, p. 199-200. — 1962 *a*. Neurosecretory control of ovarian development in *Schistocerca gregaria*. *Quart. J. micr. Sci.*, G. B., **103**,

n° 61, p. 57-72. — 1962 *b*. Neurosecretory control of ovarian development in *Schistocerca gregaria* and its relation to phase differences. *Coll. internat. C. N. R. S.*, n° 114.

Higham (K. C.) et Lüsis (O.), 1962. — The influence of mature males on the neurosecretory control of ovarian development in the Desert Locust. *Quart. J. micr. Sci., G. B.*, **103**, n° 61, p. 73-83.

Higham (K. C.), Lusis (O.) et Hill (L.), 1963. — Neuro-endocrine relation during oocyte development in the Desert Locust. 2e *Conf. Europ. Comp. Endocrinol.*, Bruxelles.

Hill (L.), 1962. — Neurosecretory control of hæmolymph protein concentration during ovarian development in the Desert Locust. *Insect Physiol.*, G. B., **8**, p. 609-619. — 1963. The neurosecretory control of protein metabolism in the Desert Locust. 2e *Conf. Europ. Comp. Endocrinol.*, Bruxelles.

Hill (L.) et Taylor (H. J.), 1933. — Locust in sunlight. *Nature*, **132**, p. 276.

Hodgson (E. S.), 1962. — Neurosecretion and behaviour. *Gen. Comp. Endocrinol.*, U. S. A., Suppl. I, p. 180-187.

Hodgson (E. S.) et Geldiay (S.), 1959. — Experimentally induced release of neurosecretory materials from roach Corpora cardiaca. *Biol. Bull.*, **117**, p. 275-283.

Holmes (S. J.), 1903. — Phototaxis in Volvox. *Biol. Bull.*, **4**, p. 319-326. — 1905. The selection of random movments as factors in phototaxis. *J. Comp. Neurol.*, **15**, p. 98-112.

Homann (H.), 1924. — Zum Problem der Ocellenfunktion bei den Insekten. *Z. Vergl. Physiol.*, **1**, p. 541.

Hoyle (G.), 1952. — High blood potassium in insects in relation to nerve conduction. *Nature (Lond.)*, **169**, p. 281-282. — 1953. Potassium ions and insect nerve muscle. *J. Exp. Biol.*, **30**, fasc. 1, p. 121. — 1954. Changes in the blood potassium concentration of the African Migratory locust (*Locusta migratoria migratorioides* R. et F.) during food deprivation and the effect on neuromuscular activity. *J. Exp. Biol.*, **31**, p. 260. — 1955 *a*. Functioning of the Insect Ocellar nerve. *J. Exp. Biol.*, **32**, p. 397-407. — 1955 *b*. The effects of some common cations on neuromuscular transmission in insects. *J. Physiol.*, Lond., **127**, p. 90-103. — 1962 *a*. Excitation-contraction coupling in muscle. *Yearb. Roy. Soc.*, Lond., n° **66**, p. 262-263. — 1962 *b*. Neural mechanisms in Insect behaviour. *Yearb. Roy. Soc.*, Lond., **66**, p. 263.

Hunter-Jones (P.), 1956. — Instructions for rearing and breeding Locusts in the laboratory. *Fasc. Anti-Locust Res. Centre*, Lond., 9 p.

Hussein (M.), 1937. — The effect of temperature on locust activity. *Bull. Minist. Agric., Egypt*, **184**, 55 p.

Huxley (J.) et Teissier (G.), 1932. — *Problems of relative growth*. London.

Jennings (H. S.), 1906. — *Behaviour of the lower organisms*. Columbia Univ. Press.

Johansson (A. S.), 1955. — The relationship between Corpora allata and reproductive organs in starved female *Leucophæ maderæ* (Blattaria). *Biol. Bull*, Woods Hole, **108**, p. 40-44.

Johnston (H. B.) et Buxton (D. R.), 1949. — Field observations on locusts in Eastern Africa. *Anti-Locust Bull.*, n° **5**, 73 p.

Joly (L.), 1955. — Analyse du fonctionnement des Corpora allata chez la larve de *Locusta migratoria* L. *C. R. Soc. Biol.*, Paris, **149**, p. 584-587. — 1960. Fonctions des Corpora allata chez *Locusta migratoria* L. *Thèse Strasbourg*.

Joly (P.), 1945. — La fonction ovarienne et son contrôle humoral chez les Dytiscidés. *Arch. Zool. Exp. Gen.*, **84**, p. 49-164. — 1949. Le système endocrine rétrocérébral chez les Acridiens migrateurs. *Ann. Sci. Nat., Zool.*, IIe série, p. 255-262. — 1958. Les corrélations hormonales chez les Acridiens. *Ann. Sci. Nat., Zool.*, **34**, p. 97-118. — 1962. L'endocrinologie des Invertébrés. *Experientia*, **18**, n° 11, p. 481-496.

Joly (P.), Joly (L.) et Halbwachs (M.), 1956. — Contrôle humoral du développement chez *Locusta migratoria* L. *Ann. Sci. Nat., Zool.*, IIe série, p. 257-261.

JONES (B. M.), 1953. — Activity of the secretory centres of *Locustana pardalina* during embryogenesis : function of the prothoracic glands. *Nature (Lond.)*, **172**, p. 551. — 1956 *a*. Endocrine activity during insect embryogenesis. Function of the ventral head glands in locusts embryos (*Locustana pardalina* and *Locusta migratoria*; Orthoptera). *J. Exp. Biol.*, **33**, n° 1, p. 174-185. — 1956 *b*. Endocrine activity during insect embryogenesis. Control of events in development following the embryonic moult. *J. Exp. Biol.*, **33**, p. 685-696.

JÖRSCHKE (H.), 1914. — Die Facettenaugen der Orthopteren und Termiten. *Z. f. Wiss. Zool.*, **3**.

JUNQUA (C.), 1956. — Etude morphologique et histophysiologique des organes endocrines de *Hydrocyrius columbiæ* spin (Hemiptère Bellostomide). *Bull. Biol.*, **90**, p. 154.

KALMUS (H.), 1943. — The optomotor response of some eye mutants of *Drosophila*. *J. Gen.*, **45**, p. 206-213. — 1946. Lack of optomotor reaction in a eyed-white mutant of *Culex molestus*. *Nature (Lond.)*, **157**, p. 512. — 1961. The attenuation of optomotor responses in a white-eyed mutant of *Musca domestica* and *Cælopa frigida*. *Vision Res.*, **1**, p. 192-193.

KARANDIKAR (K. R.), 1933. — A preliminary note on the breeding ground of the Desert Locust (*Schistocerca gregaria* Forsk.) in Baluchistan. *India J. Agric. Sci., Calcutta*, **3**, 5, p. 847-850.

KENNEDY (J. S.), 1939. — The behaviour of the Desert Locust in an outbreak centre. *Trans. Roy. Ent. Soc.*, Lond., **89**, p. 385-542. — 1945. Observations on the Mass of Desert Locust hoppers. *Ent. Soc.*, Lond., **95**, p 247-262. — 1951. The migration of the Desert Locust (*Schistocerca gregaria* Forsk.). I. The behaviour of swarms. II. A theory of long-range migrations. *Phil. Trans. Roy. Soc. Lond.*, B, n° 625, p. 163-290. — 1956. Phase transformation in locust biology. *Biol. Rev.*, **31**, p. 349-370.

KEY (K. H. L.), 1936. — Experimental studies on locomotor activity in *Locusta migratoria migratorioides* (R. et F.). *Bull. Ent. Res.*, **27**, p. 399-422.

KHAN (T. R.) et FRASER (H.), 1962. — Neurosecretion in the embryo and later stages of the Cockroach *Periplaneta americana*. *Proc. III Int. Symp. Neurosecretion*, Bristol, 1961, Academic Press Lond. and N. Y., p. 367-369.

KIRITCHENKO (AL.), 1926. — Materials on the ecology and biology of *Calliptamus italicus* L. in the steppe zone of Ukraine. *Odessa agric. Exp. St.*, 47 p.

KOBAYASHI (M.), 1957. — *Bull. Seric. Exp. Stat. Tokyo*, **15**, p. 181 (en japonais avec un résumé anglais).

KOLBE (H.), 1893. — *Einfürung die Kenntnis der Insekten*. Berlin, p. 709.

KOPF (H.), 1957. — Zur Topographie und Morphologie neurosekretorischer Zentren bei *Drosophila*. *Naturwiss.*, **44**, p. 121-122.

KRAFKA (J.), 1924. — Development of the compound eye of *Drosophila melanogaster* and its bareyed mutants. *Biol. Bull.*, **47**, p. 143-148.

LABEYRIE (V.), 1948. — Etudes sur le comportement des chenilles du Bombyx : *Euproctis phæorrhæa*. *VII*e *Congr. Seric. Int., Alès*, Fr.

LABEYRIE (V.) et PONS (R.), 1950. — Sur le déterminisme de la formation des bandes larvaires du Criquet migrateur *Locusta migratoria gallica* Remaudière. *Rev. Zool. agric.*, **12**, n° 7, p. 53.

LEA (A. O.) et THOMSEN (E.), 1962. — Cycles in the synthetic activity of the medial neurosecretory cells of *Calliphora erythrocephala* and their regulation. *Proc. III. Int. Symp. Neurosecret.*, Bristol, 1961, Academic Press, London and N. Y., p. 345-347.

LEPINEY (J. DE), 1930 *a*. — Sur le comportement des larves de *Schistocerca gregaria* Forsk. Schéma du régime journalier, descente des Insectes sur le sol, montée sur les plantes. *C. R. Soc. Biol.*, Paris, **104**, p. 263-265. — 1930 *b*. Sur le comportement des larves de *Schistocerca gregaria* Forsk. Concentration, dissémination des individus, voyages des bandes larvaires, nutrition. *C. R. Soc. Biol.*, Paris, **104**, p. 265-267. — 1930 *c*. Sur le comportement des adultes de *Schistocerca gregaria*

Forsk. *C. R. Soc. Biol.*, Paris, **104**, p. 350-352. — 1931. Sur l'orientation des mouvements grégaires chez *Schistocerca gregaria* Forsk. *Rev. Path. vég.*, Paris, **6**, p. 193-200.

Lerma (B. de), 1956. — Corpora cardiaca et neurosécrétion protocérébrale chez le Coléoptère *Hydrous piceus* L. *Ann. Sci. Nat., Zool.*, 11e série, **18**, 17, p. 235-250.

Lees (A. D.), 1948. — The sensory physiology of the sheep tick, *Ixodes ricinus* L. *J. Exp. Biol.*, **25**, p. 145-207.

Lhoste (J.), 1953. — Données histophysiologiques sur les cellules neurosécrétrices céphaliques et le complexe rétro-cérébral de *Forficula auricularia* L. *Arch. Zool. Exp. Gen.*, **89**, p. 169-183.

Link (E.), 1909 *a*. — Ueber die Stirnaugen der Neuropteren und Lepidopteren. *Zool. Jb. Abt. Anat.*, **27**, p. 213-240. — 1909 *b*. Ueber die Stirnaugen der hemimetabolen Insekten. *Zool. Jb. Abt. Anat.*, **27**, p. 281-376.

Loeb (J.), 1904. — The control of heliotropic reactions in fresh-water crustaceans by chemicals especially Co_2. *Univ. of Calif. Publ.*, **2**, p. 1-3. — 1906. *The dynamics of living Matter.* New-York, 233 p. — 1918. *Forced movements, tropisms and animal conduct.* J. B. Lippincott and Co. Philadelphia and London.

Lorenz (Dr. K.), 1956. — The objectivistic theory of instinct. *Fondation Singer-Polignac* (L'instinct dans le comportement des animaux et de l'homme), p. 51-76.

Lowne (B.), 1870. — *The Anatomy and Physiology of the Blow-Fly.* 121 p., London. — 1878. On the modifications of the simple and compound eyes of Insects. *Phil. Trans.*, **169**, p. 577-602.

Lubbock (J.), 1889. — *The senses, instincts and intelligence of Animals with special reference to Insects.* London. 292 p.

Lüscher (M.) et Engelmann (F.), 1955. — Ueber die Steuerung der Corpora allata funktion der Schabe *Leucophæa maderæ*. *Rev. Suisse Zool.*, **62**, p. 649-657.

Mac Ewen (R. S.), 1918. — The reactions to light and gravity in *Drosophila* and its mutants. *J. Exp. Zool.*, **24**, p. 49-106.

Mats (S. O.), 1923. — Photic orientation in insect with special reference to the drone-fly *Eristalis tenax* and the robber fly *Erax rufibarbis*. *J. Exp. Zool.*, **33**, p. 109-205. — 1931. The nature of response to light in *Amœba proteus*. *Z. vergl. Physiol.*, **15**, p. 139. — 1936. Motor response to light in the invertebrate animals. *Biol. Effect of radiations*, Mac Grawhill, Chap. XVII.

Mast (S. O.) et Gover (M.), 1922. — Relation between intensity of light and rate of locomotion in *Phacus pleuronectes* and *Euglena gracilis* and its bearing on orientation. *Biol. Bull.*, **43**, n° 3.

Medioni (J.), 1959 *a*. — Mise en évidence et évaluation d'un « effet de stimulation » dû aux ocelles frontaux dans le phototropisme de *Drosophila melanogaster* Meig. *C. R. Soc. Biol., Fr.*, **153**, n° 10, p. 1587-1590. — 1959 *b*. Les organes de stimulation photique chez *Drosophila melanogaster*. Non-spécificité de cette stimulation relativement à la lumière. *C. R. Soc. Biol., Fr.*, **153**, n° 2, p. 1845. — 1959 *c*. Le phototropisme en lumière blanche de *Drosophila melanogaster* Meig. Etude comparative d'une race sauvage et des mutants « Bar » et « Yellow ». *C. R. Soc. Biol., Fr.*, **153**, n° 4, p. 670. — 1961. Contribution à l'étude psycho-physiologique et génétique du phototropisme d'un insecte : *Drosophila melanogaster* Meigen. *Thèse Strasbourg*, 159 p.

Mendes (M.), 1948. — Histology of the corpora allata of *Melanoplus differentialis* (Orthoptera, Saltatoria). *Biol. Bull.*, **94**, 2, p. 192-207.

Merker (E.), 1923. — Das Verhalten feuchtaütiger Tiere im Lichte. *Zool. Anz.*, **57**, p. 291-296. — 1926. Die Empfindlichkeit feuchthaütiger Tiere im Lichte. *Zool. Jahrb. Physiol.*, **42**, p. 1-174.

Milburn (M.), Weiant (E. A.) et Roeder (K. D.), 1960. — The release of afferent nerve activity in the roach *Periplenata americana* by extracts of the Corpus cardiacum. *Biol. Bull.*, **118**, p. 11-119.

Millot (J.) et Fontaine (M.), 1937. — Etudes physiologiques sur les Orthoptères. I. La teneur en eau du Criquet pèlerin adulte. *Bull. Soc. Hist. Nat. Afr. N.*, **28**, p. 412-418.

Minnich (D. E.), 1919. — The photic reaction of the honey bee, *Apis mellifera*. *J. Exp. Zool.*, **29**, p. 343.

Moore (A. H.) et Cole (R. W.), 1921. — The responses of *Popillia japonica* to light and the Weber-Fechner law. *J. Gener. Physiol.*, **3**, p. 331.

Müller (J.), 1826. — *Zur vergleichenden Physiologie des Gesichtssinnes der Menschen und der Tiere*. Leipzig, 462 p.

Nayar (K.-K.), 1955. — Studies on the neurosecretory system of *Iphita limbata* Stal. *Proc. Indian Acad. Sci.*, **42**, p. 27-30. — 1956. The structure of the corpus allatum of *Iphita limbata* (Hemiptera). *Quart. J. Micr. Sci.*, **97**, p. 83-84. — 1958. Studies on the neurosecretory system of *Iphita limbata* Stal. V. Probable endocrine basis of oviposition in the female Insect. *Proc. Indian Acad. Sci.*, B, **47**, p. 233-251.

Nickerson (B.), 1954. — A possible endocrine mechanism controlling Locust pigmentation. *Nature (Lond.)*, **174**, p. 357-358.

Noirot (C.), 1957. — Neurosécrétion et sexualité chez le Termite à cou jaune *(Calotermes flavicollis)*. *C. R. Acad. Sci.*, **245**, p. 743-745.

Norris (M. J.), 1950. — Reproduction in the African migratory Locust (*Locusta migratoria migratorioïdes* R. and G.) in relation to density and phase. *Anti-Locust Bull.*, n° 6.

Novak (V. J. A.) et Rohdendorf (E.), 1959. — The influence of the implanted corpus allatum on the corpus allatum of the host. In « the ontogeny of Insects ». *Acta sympossii de evolutione insectorum, Praha*, p. 157-160.

Ozbas (S.), 1957 *a*. — Morphological and histological studies on the corpora allata and cardiaca in Orthoptera. *Commun. Fac. Sci. Ankara*, C, p. 19-44. — 1957 *b*. Two kinds of secretions in corpora cardiaca of *Locusta migratoria* (L.), phase solitaria (Orthoptera : Acrididæ). *Commun. Fac. Sci. Ankara*, C., p. 45-57.

Ozbas (S.) et Hodgson (E. S.), 1958. — Action of insect neurosecretion upon central nervous system *in vitro* and upon behaviour. *Proc. Nat. Acad. Sci.*, **44**, p. 825-830.

Parry (D. A.), 1947. — The function of the insect ocellus. *J. exp. Biol.*, **24**, n° 3-4, p. 211-219.

Parker (G. H.) et Burnett (F. L.), 1901. — The reactions of planarians with and without eyes to light. *Amer. J. Physiol.*, **4**, p. 271-284.

Patten (B. M.), 1916. — Changes of the blowfly larva's photosensitivity with age. *J. exp. Zool.*, **20**, p. 585-598.

Pearl (R.) et Cole (L. J.), 1901. — The effect of very intense light on organisms. *Report. Mich Acad. Sci.*, p. 77-78.

Pérez (Ch.), 1936. — Sur la terminologie de la croissance relative. *C. R. Soc. Biol.*, **123**, p. 1058.

Perttunen (V.), 1959. — Effect of temperature on the light reactions of *Blastophagus piniperda* L. (Col. Scolytidæ). *Ann. Entom. Fenn.*, **25**, n° 2, p. 65-71.

Possompes (B.), 1953. — Recherches expérimentales sur le déterminisme de la métamorphose de *Calliphora erythrocephala* Meig. *Arch. Zool. exp.*, **89**, p. 203-364.

Pouchet (G.), 1872. — De l'influence de la lumière sur les larves de Diptères privées d'organes extérieurs de la vision. *Rev. et Mag. de Zool.*, Série 2, p. 23.

Predtechenskii (S. A.), 1935. — Studies on the Desert Locust, *Schistocerca gregaria* Forsk in Central Asia and Transcaucasus in 1929-1930. *Bull. Pl. Prot.*, Leningr., **11**, p. 1-92.

Quo Fu, 1953. — Comparative study on the corpora allata in normal and castrated individuals of the Oriental Migratory Locust, *Locusta migratoria manilensis* Meyen. *Acta ent. Sinica*, Peking, **8**, p. 355-360.

Raabe (M.), 1952. — Neurosécrétion chez les Phasmides. *Bull. Soc. Zool. Fr.*, **77**, 2-3, p. 235. — 1956. Les mécanismes de l'adaptation chromatique chez les Insectes. *Thèse Paris*. — 1959. Neurohormones chez les Insectes. *Bull. Soc. Zool. Fr.*, **84**, n° 4, p. 272-316. — 1963 *a*. Mise en évidence, chez des Insectes d'ordres variés, d'éléments neurosécréteurs tritocérébraux. *C. R. Acad. Sci.*, **257**, p. 1171-1173. — 1963 *b*. Existence, chez divers insectes, d'une innervation tritocérébrale des Corpora cardiaca. *C. R. Acad. Sci.*, **257**, p. 1552-1555.

Rabaud (E.), 1921. — Tropismes et tonus musculaire. *C. R. Acad. Sci.*, **173**, p. 606-608. — 1926. Tropismes et comportement. *Rev. Philo.*

Rainey (R. C.), Waloff (Z.) et Burnett (G. F.), 1957. — The behaviour of the Red locust (*Nomadacris septemfasciata* Serville) in relation to the topographie, meteorologie and vegetation of the Rukwa Rift Valley, Tanganyika. *Anti-locust Bull.*, p. 26.

Réaumur, 1740. — *Mémoires pour servir à l'histoire des Insectes.* Paris.

Richard (G.), 1950. — Le phototropisme du Termite à cou jaune (*Calotermes flavicollis* Fab.) et ses bases sensorielles. *Ann. Sci. Nat., Zool.*, **12**, p. 485-601. — 1958. Contribution à l'étude du phototropisme des Insectes au cours de leur vol. *10th. Int. Congr. Ent.*, Montréal, **2**, p. 571-573.

Rimet (M.), 1960. — Persistances rythmiques dans le phototropisme de *Daphnia pulex* de Geer. *Ann. Biol., Fr.*, **36**, n° 5-6, p. 189-198.

Rockwood (L. P.), 1925. — On night-flying and attraction to light in Acrididæ and the relation of meteorological conditions thereto. *Pan Pacific Ent.*, **II**, p. 36-38.

Roeder (K. D.), 1948. — The effect of potassium and calcium on the nervous system of the cockroach, *Periplaneta americana*. *J. Cell. Comp. Physiol.*, **31**, p. 327-338. — 1963. *Nerve cells and insect behaviour.* Harward University Press. Cambridge, Massachussetts.

Roonwall (M.), 1947. — Variation and structure of the eyes in the Desert Locust *Schistocerca gregaria* (Forskal). *Proc. Roy. Soc.*, London, B, **134**, p. 245-272.

Ropartz (P.), 1960. — Sur les réactions des Abeilles à la lumière. *Ann. Abeille, Fr.*, **3**, n° 4, p. 335-338.

Rose (M.), 1929. — *La question des tropismes.* Paris *P. U. F.*, 469 p.

Rubtzov (I. A.), 1935. — On the preferendum in Locusts. *Plant. Protect.*, Léningrad, **3**, p. 33-381.

Ruck (P.), 1954. — Electrical responses of insect dorsal ocelli. *J. Cell. Comp. Physiol.*, **44**. — 1957. The electrical responses of dorsal ocelli in cockroaches and grasshoppers. *J. Insect Physiol.*, **1**, p. 109-123. — 1958 *a*. Dark adaptation of the ocellus in *Periplaneta americana*, a study of the electrical response to illumination. *J. Insect Physiol.*, **2**, p. 189-198. — 1958 *b*. A comparison of the electrical responses of compound eyes and dorsal ocelli in four insect species. *J. Insect Physiol.*, G. B., **3**, n° 4, p. 261-274. — 1961 *a*. Electrophysiology of the Insect dorsal ocellus. I. Origin of the components of the electroretinigram. *J. Gen. Physiol.*, **44**, 3, p. 605-627. — 1961 *b*. Electrophysiology of the Insect dorsal ocellus. II. Mechanisms of generation and inhibition of impulsis in the ocellar nerve of dragonflies. *J. Gen. Physiol.*, **44**, 3, p. 629-639. — 1961 *c*. Electrophysiology of the Insect dorsal ocellus. III. Responses to flickering light of the dragonfly ocellus. *J. Gen. Physiol.*, **44**, 3, p. 641-657. — 1961 *d*. Photoreceptor cell response and flicker fusion frequency in the compound eye of the fly *Lucilia sericata* (Meigen). *Biol. Bull.*, **120**, n° 3, p. 375-383.

Ruiter (L. de), 1957. — Changes in phototaxis during larval life of the eyed Hawk moths. *Nature (Lond.)*, **179**, p. 1027.

Russel (E. S.), 1943. — Perceptual and sensory signs in instinctive behaviour. *Proc. linn. Soc.*, London, **154**, p. 195-216.

Satija (R. C.), 1958. — A histological and experimental study of *Locusta migratoria migratorioides* R. et F. of nervous pathways in the brain and thoracic nerve cord. *Res. Bull. Panjab Univ.*, **72**, p. 13-32.

Scharrer (B.), 1946. — The relationship between corpora allata and reproductive organs in adult *Leucophæa maderæ*. *Endocrinology*, **5**, 38, p. 46-55. — 1951. The storage of neurosecretory material in the corpus cardiacum. *Anat. Record*, **3**, p. 554-555. — 1952. Neurosecretion. XI. The effect of nerve-section on the intercerebralis — cardiacum — allatum system of the insect *Leucophæa maderæ*. *Biol. Bull.*, **102**, p. 261-272. — 1956. A study of the corpora allata of gonadectomized *Leucophæa maderæ* (Blattaria). *Ann. Rec.*, **125**, p. 558.

Scharrer (B.) et Harnack (M. von), 1958. — Histophysiological studies on the corpus allatum of *Leucophæa maderæ*. I. Normal life cycle in male and female

adults. *Biol. Bull.*, **115**, n° 3, p. 508-520. — 1961. Histophysiological studies on the corpus allatum of *Leucophæa maderæ*. III. The effect of castration. *Biol. Bull.*, **121**, n° 1, p. 193-208.

Schremmer (F.), 1949. — Bemerkungen zur Ocellenfunktion bei Hummeln. *Oesterf. Zool. Z.*, **2**, p. 242.

Schulz (H.), 1928. — Ueber die Bedeutung des Lichtes im Leben niederer Krebse (Nach Versuchen an Daphniden). *Z. Vergl. Physiol.*, **7**, p. 488.

Strange (P. H.), 1961. — The spectral sensitivity of *Calliphora* maggots. *J. Exp. Biol.*, **38**, p. 237-248.

Strelnikov (L. D.), 1936. — Effects of solar radiation and micro-climate upon the body temperature and behaviour of larvae of *Locusta migratoria* L. *Trav. Inst. Zool. Acad. Sci.*, U. S. S. R., Moscow, **2**, p. 637-733.

Strich (M. C.), 1954. — Etude de la glande ventrale chez *Locusta migratoria migratorioides* (L.). *Ann. Sci. Nat., Zool.*, 11e série, **16**, p. 399-411, 9 fig.

Strich-Halbwachs (M. C.), 1959. — Contrôle de la mue chez *Locusta migratoria*. *Ann. Sci. Nat., Zool.*, 11e série, **4**, p. 483-570.

Stutinsky (F.), 1952. — Etude du complexe rétro-cérébral de quelques insectes avec l'hématoxyline chromique. *Bull. Soc. Zool.*, Fr., **77**, n° 1, p. 6-67.

Sviridenko (P.), 1924. — *A biological observation on the maroccan Locust*. Petrograd, 63 p.

Tinbergen (N.) et Perdeck (A. C.), 1950. — On the stimulus situation releasing the begging response in the newly hatched Herring Gull chick. *Behaviour*, **3**, p. 1-38.

Tinbergen (N.), 1953. — *L'étude de l'instinct*. Payot, Paris.

Thomsen (E.), 1948. — The gonadotropic hormones in the Diptera. *Bull. Biol. Fr. et Belg.*, suppl. **33**, p. 68-79. — 1952. Functional significance of the neurosecretory brain cells and the corpus cardiacum in the female Blow-fly *Calliphora erythrocephala*. Meig. *J. exp. Biol.*, **29**, p. 137-172.

Uchida (H.), 1934. — Color changes in the eye of a long horned grasshopper, *Homorocoryphus lineosus* in relation to light. *J. Fac. Sci. Univ. Tokyo*, **3**, p. 517-525.

Uvarov (B. P.), 1921. — A revision of the genus *Locusta* L. (*pachytylus* Fieb), with a new theory as to the periodicity and migrations of locusts. *Bull. ent. Res.*, London, **12**, p. 135-163. — 1928. *Locusts and grasshoppers*. London. — 1929. Weather and climate in their relation to Insects. *Conf. of Empire meteorologists, Agric. Sect.*, London, 20 p.

Viallanes (H.), 1887. — Etudes histologiques et organologiques sur les centres nerveux et les organes des sens des animaux articulés. 5e mémoire. I, Le cerveau du Criquet (*Œdipoda cœrulecens et Calliptamus italicus*). *Ann. Sci. Nat., Zool.*, **4**, p. 1-120.

Viaud (G.), 1938. — *Le phototropisme animal. Exposé critique des problèmes et des théories*. Strasbourg, Paris. — 1947. Sur le phototropisme de la Planaire *Fonticola Vitta Duges*. Mise en évidence de l'action inhibitrice de la lumière. *C. R. Soc. Biol.*, **141**, p. 1264-1265. — 1948. Le phototropisme et les deux modes de la photoréception. *Experientia*, **4**, p. 3. — 1950. Recherches expérimentales sur le phototropisme des Planaires. *Behaviour*, **2**, p. 163-216.

Vuillaume (M.), 1953. — Biologie et comportement de *Zonocerus variegatus* en A. O. F. Essais de comparaison entre petits et grands Acridiens. *Thèse Paris*. — 1954. Etude de quelques tropismes chez les *Zonocerus variegatus*. *Fruits*, **9**, n° 6, p. 242-249.

Waloff (Z.), 1962. — Flight activity of different phases of the Desert Locust in relation to plague dynamics. *Colloque Intern., C. N. R. S.*, n° 114.

Weed-Pfeiffer (I. G.), 1936. — Removal of corpora allata on egg production in the grasshopper *Melanoplus differentialis*. *Proc. Soc. Exp. Biol. and Med.*, **34**, p. 883-885. — 1936. Experimental study of moulting in the grasshopper *Melanoplus differentialis*. *Proc. Soc. Exp. Biol. and Med.*, **34**, p. 885-886. — 1939. Experimental study of the function of the corpora allata in the grasshopper *Melanoplus differentialis*. *J. Exp. Zool.*, **82**, n° 3, p. 439-461. — 1940. Further studies

on the function of the corpora allata in relation to the ovaries and oviducts of *Melanoplus differentialis*. *Anat. Rec.*, **78**, p. 39-40. — 1941. Effect of removal of the corpora allata on the fat metabolism and water content of the grasshopper. *Anat. Rec.*, **81**, p. 57.

Wellington (W. G.), 1953. — Motor responses evoked by the dorsal ocelli of *Sarcophaga alderichi*. Parker and the fly to plane polarised light (Dipt.). *Nature (Lond.)*, **172**, p. 1177-1179.

Wigglesworth (V. B.), 1936. — The function of the corpus allatum in the growth and reproduction of *Rhodnius prolixus* (Hemiptera). *Quart. J. Micr. Sci.*, **79**, p. 91-121. — 1938. *The principles of Insect physiology*. London Methuen. — 1948. The functions of the corpus allatum in *Rhodnius prolixus* (Hemiptera). *J. Exp. Biol.*, **25**, n° 1, p. 1-14. — 1948. Le contrôle hormonal de la mue et de la métamorphose chez les Insectes. *Bull. Biol. Fr. et Belg.*, Suppl. **33**, p. 19-26.

Wolsky (A.), 1930. — Optische Untersuchungen über die Bedeutung und Funktion der Insekten ocellen. *Z. Vergl. physiol.*, **12**, p. 783-787. — 1931. *Z. Vergl. Physiol.*, **14**, p. 385 (cité d'après Hoyle, 1955). — 1933. Stimulationsorgane. *Biol. Rev.*, **8**, p. 370-417.

DEUXIÈME THÈSE

Propositions données par la Faculté :

DÉTERMINISME ENDOCRINE DE QUELQUES CARACTÉRISTIQUES PHASAIRES DU CRIQUET MIGRATEUR

Vu et approuvé :

Paris, le 29 octobre 1964.

Le Doyen de la Faculté des Sciences,

Marc Zamansky.

Vu et permis d'imprimer :

Le Recteur de l'Académie de Paris,

Jean Roche.

Soulisse et Cassegrain, Imp., Niort. Dépôt légal : 2e trim. 1965. N° d'ordre : 691.
Masson et Cie, Edit., Paris. Dépôt légal : 2e trim. 1965. N° d'ordre : 4191.
(Printed in France.)